

LUIZ ROBERTO DE OLIVEIRA FONTES

CUPINS NASUTOS (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). NEOTROPICAIS
GEÓFAGOS: MORFOLOGIA DAS MANDÍBULAS DO ALADO E DO
OPERÁRIO E ANATOMIA DO TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo como parte dos
requisitos necessários para obtenção do título
de Mestre em Ciências na Área de Zoologia.

SÃO PAULO

1981

Esta tese é dedicada ao termitologista Renato Lion de Araujo, que aqui iniciou o estudo do cupim, fez coleção e bibliografia, e deixou rastro. Agora é prosseguir seu trabalho.

Agradecimentos

Esta tese tornou-se possível graças ao auxílio, e não poucas vezes amizade, de muitas pessoas de meu relacionamento tanto profissional como particular.

O trabalho iniciou-se com a orientação de Renato Lion de Araujo, e continuou com Nelson Papavero, a quem devo muita amizade, incentivo, sugestões e críticas.

As discussões e o apoio do Dr. William A. Sands, durante minha visita ao British Museum (Natural History), foram indispensáveis na elaboração e progresso de várias partes da tese; nessa oportunidade agradeço também ao Sr. Solomon Bacchus, por sua co laboração. A visita foi financiada pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), e tornou-se particularmente agradável pela dedicação e amizade, antes ou durante, de algumas pessoas, em particular minha família, Nelson Papavero, Nanuza Luiza Menezes, Heloisa Vilhena de Araujo e Stefano Hagen.

A Diretoria da Faculdade de Saúde Pública da USP autorizou e José Maria Soares Barata e Carlos A. Paula Leite prepararam as eletromicrografias, que foram copiadas e ampliadas por Rosa Esteves. Essas pessoas são para mim muito mais do que profissionais competentes.

Ubirajara Ribeiro Martins e Maria Eulina Jorge discutiram com entusiasmo diversos capítulos, com espírito crítico.

Helena Medeiros Fonseca Ribeiro leu o texto final, gostou, criticou e datilografou.

Aos companheiros das viagens de coleta, e aos sempre amigos Solange Medeiros Fonseca Ribeiro, Paulo Santos Terra, Álvaro Esteves Migotto e Walter Neves, muito obrigado.

A Eliana Marques Cancellato, companheira das horas dedicadas aos cupins.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo apoio financeiro concedido nos quatro últimos anos, ininterruptamente.

À Direção do Museu de Zoologia da USP, pela autorização para que fossem utilizadas a coleção e a biblioteca da instituição.

Resumo

Os 8 gêneros nasutos geófagos da região Neotropical foram divididos em 3 grupos, de acordo com o desenvolvimento da dentição marginal das mandíbulas do alado e do operário:

1. Dentição marginal completa e desenvolvida: *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*. Índice da mandíbula esquerda (o índice expressa o desenvolvimento do dente apical em relação aos marginais) 0,66-1,91, e estrias vestigiais nas regiões molares (presentes pelo menos na mandíbula esquerda). Gêneros com 2 tipos de operário.

2. Dentição marginal completa, com dentes reduzidos: *Angularitermes*. Índice da mandíbula esquerda do operário 1,46, terceiro dente marginal da mandíbula esquerda e segundo marginal da mandíbula direita reduzidos mas distintos, e regiões molares sem estrias. Um tipo de operário.

3. Dentição marginal incompleta: *Cyranotermes*. Índice da mandíbula esquerda do alado 2,00 e do operário 2,64, terceiro dente marginal da mandíbula esquerda reduzido, segundo marginal da mandíbula direita ausente, e regiões molares sem estrias. Um tipo de operário.

As mandíbulas dos gêneros nasutos geófagos da região Etiópica são similares às dos gêneros neotropicais (grupos 1 e 3). Tais similaridades permitiram reconhecer várias características morfológicas adaptativas ao regime alimentar, nas mandíbulas dos gêneros nasutos geófagos: dentes apicais desenvolvidos (índice da mandíbula esquerda 0,66-3,59), tão grandes quanto ou geralmente maiores do que os primeiros marginais; quando presente, segundo marginal com ápice arredondado e menor do que o primeiro marginal; ângulo entre a margem posterior do primeiro marginal e a margem anterior do segundo marginal aproximadamente igual ou maior do que 90°; regiões molares com estrias rudimentares (gêneros com dentição marginal completa e desenvolvida) ou ausentes (gêneros com dentição marginal incompleta, ou completa, mas com dentes reduzidos); placa molar com espessamentos apicais e chanfradura basal desenvolvidos. Os dentes apicais são quase sempre maiores, e o segundo marginal da mandíbula direita menor do que nos nasutos não geófagos.

Os dois tipos de operário dos gêneros com dentição marginal completa e de-

desenvolvida são muito semelhantes mas diferem pelas mandíbulas, e ocorrem em frequências muito diferentes. Propõe-se neste trabalho que os operários possuem sexos diferentes, de maneira que o sexo que der origem ao soldado deverá ocorrer em menor frequência.

Também foram apresentadas algumas restrições ao uso do índice da mandíbula esquerda, e assinaladas algumas diferenças intraespecíficas entre a morfologia das mandíbulas do alado e do operário. Na mandíbula esquerda, o dente posterior ao terceiro marginal foi aqui tratado como dente molar (como já o fizeram alguns autores), denominação que parece ser mais apropriada do que outras em uso na literatura, pois realça a ação simultânea (também proposta neste trabalho) desse dente com a placa molar da mandíbula direita.

O tubo digestivo do operário dos gêneros nasutos geófagos da região Etiópica, e da maioria dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical, apresenta um conjunto de características que os diferenciam dos demais gêneros da subfamília: armadura da moela reduzida ou mesmo incompleta; segmento misto ausente; primeiro segmento proctodeal tubular e terminando na metade esquerda do abdome (geralmente entre as regiões dorso-lateral e ventro-lateral); armadura da válvula entérica geralmente com espinhos fortes e com simetria da ordem 3 ou bilateral; pança composta por uma bolsa volumosa anterior e uma porção volumosa e tubular posterior, as duas partes separadas por uma constricção; cólon longo, tubular ou dilatado. Os gêneros neotropicais *Angularitermes* e *Cyranotermes* diferem dos demais nasutos geófagos devido à presença de um segmento misto, muito peculiar em cada gênero.

A existência de um papo volumoso, armadura da moela reduzida, primeiro segmento proctodeal tubular e terminando na metade esquerda do corpo (geralmente entre as regiões dorso-lateral e ventro-lateral) e cólon longo, no intestino do operário dos gêneros nasutos, geófagos ou não, parece representar adaptações para o aproveitamento de alimento macio e decomposto, constituído tanto por solo como por madeira apodrecida. Uma moela com armadura incompleta, ausência de segmento misto, válvula entérica com armadura dotada de espinhos fortes (maioria dos gêneros), e pança muito desenvolvida, dividida em 2 partes separadas por uma constricção, parecem ser encontradas apenas nos gêneros nasutos geófagos.

O enrolamento do intestino permite identificar facilmente o operário de *Angu*

laritermes e (quando associado aos aspectos mais evidentes da morfologia de alguns componentes, como por exemplo a pança) permite identificar ou é um auxiliar importante para a identificação do operário dos demais nasutos geófagos neotropicais, sem necessidade de dissecação.

Foram registradas variações no volume, forma e enrolamento dos componentes do intestino, devidas à quantidade de alimento que encerram os vários órgãos.

Abstract

The eight genera of soil-feeding Neotropical nasutes were divided into 3 groups, according to the development of the marginal dentition of the mandibles of the alate and worker castes:

1. Marginal dentition complete and with no reduced teeth: *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* and *Agnathotermes*. Left mandible index (the index expresses the development of the apical tooth, when compared to the marginal dentition) 0.66-1.91, and vestigial ridges in the molar regions (present at least in the left mandible). Genera with two worker types.
2. Marginal dentition complete and with 2 reduced teeth: *Angularitermes*. Index of left worker mandible 1.46, third marginal tooth of left mandible and second marginal tooth of right mandible reduced but conspicuous, and no ridges in the molar regions. Monomorphic worker.
3. Marginal dentition incomplete: *Cyranotermes*. Index of left alate mandible 2.00 and of left worker mandible 2.64, third marginal tooth of left mandible reduced, second marginal tooth of right mandible absent, and no ridges in the molar regions. Monomorphic worker.

The mandibles of the soil-feeding Ethiopian nasutes are similar to those of the Neotropical nasutes (groups 1 and 3). Such similarities allowed the establishment of several morphological characteristics of the mandibles of soil-feeding nasutes, which may be adaptive to feeding habit: apical teeth of both mandibles developed (left mandible index 0.66-3.59), as large as but usually larger than the first marginals; second marginal of the right mandible, when present, with rounded apex and smaller than the first marginal; angle between the posterior margin of first marginal and anterior margin of second marginal about equal or larger than 90°; ridges of molar regions rudimentary (genera with marginal dentition complete and with no reduced teeth) or absent (genera with marginal dentition incomplete or complete but with reduced teeth); molar plate with developed apical thickenings and basal notch. The apical teeth are nearly always larger than, and the second right marginal smaller than in the non soil-feeding nasutes.

The two worker types present in the genera with complete and unreduced

marginal dentition are very similar but differ by the mandibles; their frequencies are also very different. It is proposed in this paper that they are of different sexes, so that the sex which gives rise to the soldier caste may occur in lower proportion.

Some restrictions are made as to the use of left mandible index, and some intraspecific differences between the morphology of the alate and worker are registered. The tooth posterior to the third marginal tooth of the left mandible is named the molar tooth (as already done by some authors), a name which seems to be more adequate than others found in the literature, as it emphasizes the conjunct work (which was also proposed in this paper) of that tooth and the molar plate of the right mandible.

The worker digestive tube of all the Ethiopian, and of most Neotropical soil-feeding nasutes, shows a set of characteristics that distinguishes these genera from the remainder genera of the subfamily: gizzard armature reduced or incomplete; mixed segment absent; first proctodeal segment tubular and ending in the left half of the abdomen (usually between dorso-lateral and ventro-lateral regions); enteric valve armature commonly with strong spines and with order 2 or 3 simetry; paunch constituted by a voluminous anterior segment and a voluminous tubular posterior segment, both segments separated by a constriction; colon long, tubular or dilated. The Neotropical genera *Angularitermes* and *Cyranotermes* differ from the remainder soil-feeding nasutes by the presence of a mixed segment, very peculiar in each genus.

The occurrence of a voluminous crop, reduced gizzard armature, first proctodeal segment tubular and ending in the left half of the abdomen (commonly between dorso-lateral and ventro-lateral regions), and colon long, in the worker gut of soil-feeding and non soil-feeding nasute genera, seems to represent adaptations to exploit soft and decomposed food, composed either by soil or rotten wood. An incomplete gizzard armature, absence of mixed segment, enteric valve armature with strong spines (in most genera), and very voluminous paunch, with two parts separated by a constriction, seem to occur only in the soil-feeding nasute genera.

The coiling of the gut allows easy identification of the worker of *Angularitermes* and (when used together with characters provided by the morphology of some

components, like for example the paunch) provides good characters for the recognition of undissected workers of the other soil-feeding Neotropical nasute genera.

Variations in the volume, shape and coiling of the gut parts, due to the amount of food within the various organs, were also registered and discussed.

Índice

RESUMO	v
ABSTRACT	viii
I. INTRODUÇÃO	1
II. TERMINOLOGIA	3
II.1. Mandíbulas do alado e do operário	3
II.2. Tubo digestivo do operário	5
III. MATERIAL E MÉTODOS	7
III.1. Generalidades	7
III.2. Mandíbulas	8
III.3. Tubo digestivo do operário	8
III.4. Espécimes estudados	9
IV. TAXONOMIA DOS GÊNEROS ESTUDADOS	10
V. MANDÍBULAS DO ALADO E DO OPERÁRIO	12
V.1. Índice da mandíbula esquerda	12
V.2. Dentição e regiões molares	13
V.2.1. Dentição	13
V.2.2. Regiões molares	16
VI. DISCUSSÃO DAS MANDÍBULAS DO ALADO E DO OPERÁRIO	36
VI.1. Índice da mandíbula esquerda	36
VI.2. Caracteres adaptativos das mandíbulas dos gêneros geófagos	38
VI.3. O operário dimórfico dos gêneros com dentição marginal comple- ta e desenvolvida	42
VII. TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO	45
VII.1. Morfologia dos componentes do tubo digestivo	46
VII.2. Enrolamento	53
VII.3. Variações no volume, forma e enrolamento dos componentes do tu bo digestivo	55

VIII. DISCUSSÃO DO TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO	71
VIII.1. Morfologia dos componentes do tubo digestivo	71
VIII.2 Enrolamento	75
VIII.3 Variações no volume, forma e enrolamento dos componentes do tubo digestivo	77
IX. DISCUSSÃO FILOGENÉTICA	78
REFERÊNCIAS	81
TABELA 1 – Índices da mandíbula esquerda	19
TABELA 2 – Número de estrias nas regiões molares	19
TABELA 3 – Principais características das mandíbulas dos gêneros <u>nasu</u> tos geófagos das regiões Neotropical e Etiópica	20
TABELA 4 – Principais características do tubo digestivo dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical	56/57

I. INTRODUÇÃO

Os cupins são reunidos na Ordem Isoptera, com 78 gêneros (508 espécies) atuais na região Neotropical (Araujo, 1977, atualizado). São insetos terrestres, sociais, que vivem em colônias altamente organizadas, nas regiões tropicais, principalmente, e subtropicais. Os indivíduos distribuem-se em 3 castas principais:

1. Alado. Destinados à reprodução.
2. Soldado. Ápteros; podem exibir polimorfismo (2 ou até 3 tipos de indivíduos na mesma espécie) e estão adaptados, de maneira notável e peculiar em cada grupo, à função defensiva.
3. Operário. Ápteros; podem também exibir polimorfismo; cuidam e alimentam as outras castas e a prole, e executam a coleta de alimentos e a construção, reparo e limpeza do ninho.

Os cupins se alimentam de grande variedade de material vegetal, tanto vivo como morto, parcial ou quase inteiramente decomposto (Lee & Wood, 1971: 5-18; Wood, 1976: 146-148). Os cupins geófagos consomem grande quantidade de material humoso em mistura com solo mineral (Wood, *l.c.*: 166), e são encontrados nas subfamílias Termitinae, Apicotermitinae e Nasutitermitinae, da família Termitidae (Noirot & Noirot-Timothee, 1969: 51).

A subfamília Nasutitermitinae é a maior da Ordem Isoptera, com 28 gêneros e 219 espécies na região Neotropical. Nessa subfamília existem gêneros com soldados mandibulados (exclusivos da região Neotropical) e gêneros com soldados nasutos, isto é, com mandíbulas muito reduzidas, funcionando apenas na alimentação, e naso altamente desenvolvido, capaz de ejetar fluídos defensivos produzidos pela glândula cefálica.

O progresso no conhecimento da filogenia, na compreensão das adaptações ecológicas, e na definição mais precisa dos gêneros de Isoptera deve-se grandemente a estudos sobre a morfologia das mandíbulas do alado e do operário (Ahmad, 1950; Emerson, 1960a; 1960b; Krishna, 1961; 1968; Sands, 1965; 1972; Sen-Sarma, 1968) e sobre a morfologia dos componentes do tubo digestivo do operário (Grassé & Noirot, 1954; Noirot & Kovoov, 1958; Kovoov, 1969; Noirot & Noirot-Timothee, 1969; Sands, 1972; Johnson, 1979).

O objetivo deste trabalho é estudar a morfologia das mandíbulas do alado e do operário, e a anatomia do tubo digestivo do operário, dos 8 gêneros nasutos neotropi

cais geófagos, para, com isso, obter informações que facilitem a identificação, melhorem a classificação, e permitam compreender um pouco mais a filogenia e adaptações ecológicas desses gêneros. Restam ainda 12 gêneros nasutos e 8 gêneros mandibulados a serem investigados. O passo seguinte será estender a esses 20 gêneros os estudos realizados neste trabalho, estudar em detalhe a morfologia do alado e do soldado de todos os 28 gêneros neotropicais, e então preparar uma chave de classificação e elaborar uma filogenia para os gêneros. Esse estudo, por sua extensão, complexidade, utilidade prática na identificação, e implicações no estudo dos cupins de todas as outras regiões zoogeográficas, constituem o tema da futura tese de Doutorado.

II. TERMINOLOGIA

Nos gêneros *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes* existem 2 tipos de operário, muito semelhantes na morfologia e que diferem pelas mandíbulas, mais visivelmente pela largura do intervalo entre o terceiro dente marginal (M3) e a proeminência molar (Prm) (fig. 1). Serão denominados "operário com intervalo estreito" e "operário com intervalo amplo".

II.1. Mandíbulas do alado e do operário (figs. 1-3)

As mandíbulas são do tipo mastigador, assimétricas, e as do alado assemelham-se às do operário. Utilizou-se neste trabalho a nomenclatura introduzida por Emerson (1933) e Ahmad (1950: 46), com as modificações propostas por Krishna (1968: 265) para os dentes marginais, e por Sands (1972: 6) para as regiões molares.

A região molar da mandíbula direita (placa molar) e da mandíbula esquerda (proeminência molar) pode apresentar na superfície operacional um conjunto de elevações, denominadas estrias (Sands, 1965: 10; figs. 72-99). O entumescimento da porção apical da margem ventral e da margem dorsal da placa molar, neste trabalho, será denominado espessamento apical (fig. 2, ea); essa estrutura geralmente é visível também com a mandíbula em vista dorsal (fig. 3). Na placa molar reconhece-se ainda a chanfradura basal (Sands, 1965) (cb), decorrente do percurso sinuoso da margem dorsal da região molar e que, em alguns casos, é notavelmente marcada em vista lateral (fig.3).

Os componentes de cada mandíbula, com suas abreviaturas, estão relacionados a seguir.

Mandíbula esquerda (fig. 1)

dente apical (A)

primeiro + segundo dente marginal (M1+2)

terceiro dente marginal (M3)

dente molar (Dm)

proeminência molar (Prm), com ou sem estrias

Mandíbula direita (figs. 2-3)

dente apical (A)

primeiro dente marginal (M1)

segundo dente marginal (M2)

placa molar (Plm), com chanfradura basal (cb), espessamentos apicais (ea),
e com ou sem estrias

O desenvolvimento do dente apical pode ser expresso através do Índice da mandíbula esquerda (Emerson, 1960a: 5-6), definido como a distância linear entre as pontas dos dentes apical e primeiro + segundo marginal dividida pela distância linear entre as pontas dos dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal.

FIG. 1

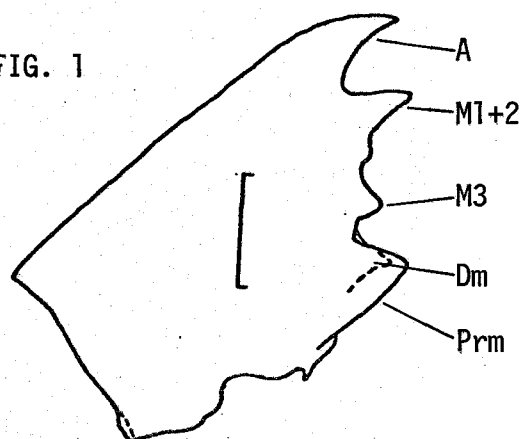


FIG. 2

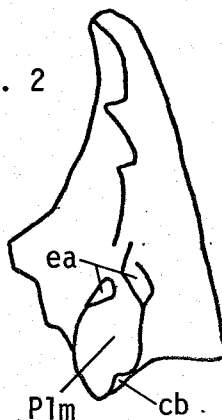
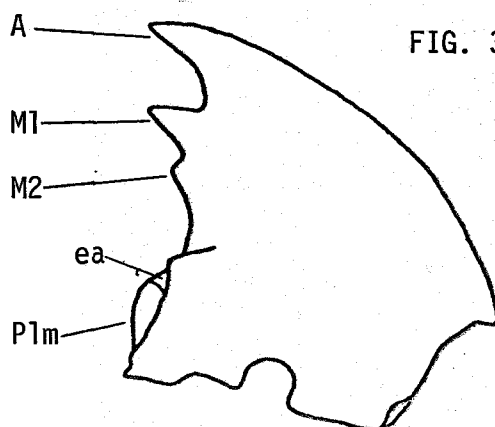


FIG. 3



II.2. Tubo digestivo do operário (figs. 4-8)

As partes do tubo digestivo do operário são denominadas como em Noirot & Noirot-Timothee (1969: 53), com as modificações introduzidas por Kovoov (1969) para o intestino anterior, e por Johnson (1979: 32) para o intestino posterior.

A cutícula do interior da moela e da válvula entérica apresenta espessamentos longitudinais, que podem ser dotados de espinhos, e seu conjunto é conhecido como a armadura interna (Noirot & Noirot-Timothee, 1969: 54, 60) de cada um dos respectivos órgãos. Em sua junção o intestino médio e o intestino posterior podem se sobrepor ao longo do comprimento do tubo digestivo, originando um segmento no qual o lume do intestino está limitado em um lado pelo mesêntero e em outro pelo proctodeo, denominado segmento misto (figs. 150-151) (Grassé & Noirot, 1954: 363).

A válvula entérica dos Nasutitermitinae estudados é visível em um operário não dissecado e sua posição (determinada pelo comprimento e enrolamento dos segmentos do tubo digestivo) em relação à região do abdome está esclarecida na figura 8 (baseada em Sands, 1972, fig. 6).

Os componentes do tubo digestivo, com suas abreviaturas, estão esclarecidos a seguir.

Intestino anterior ou estomodeo

esôfago (E)

papo (P)

moela (Mo), com armadura interna (figs. 106-107)

válvula estomodeal (VE)

Intestino médio ou mesêntero (M)

Segmento misto

Tubos de Malpighi (T) (figs. 144-151)

Intestino posterior ou proctodeo

primeiro segmento proctodeal (P1)

válvula entérica ou segundo segmento proctodeal (P2), com armadura interna (figs. 161-169)

terceiro segmento proctodeal ou pança (P3), com parte anterior (P3a) e parte posterior (P3p)

côlon (C)

reto (R)

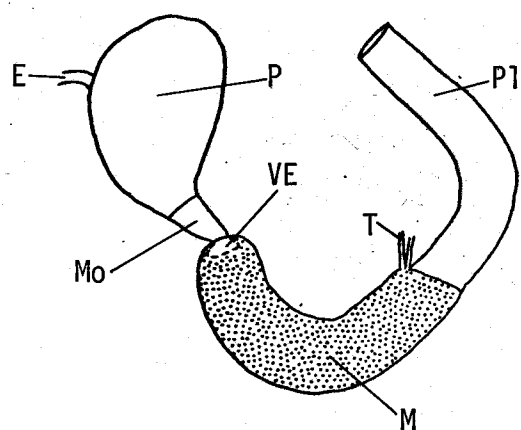


FIG. 4

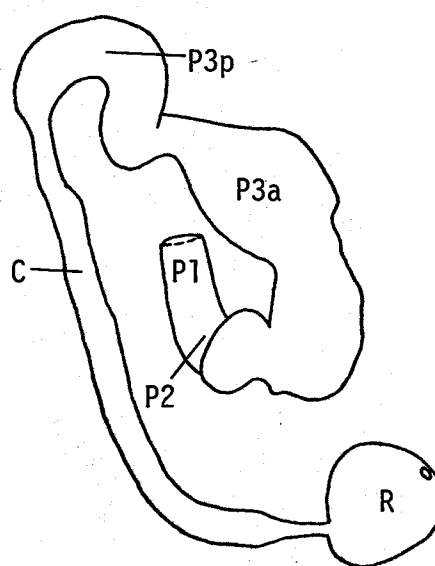


FIG. 5

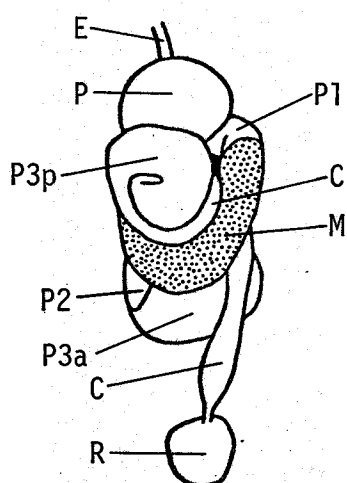


FIG. 6

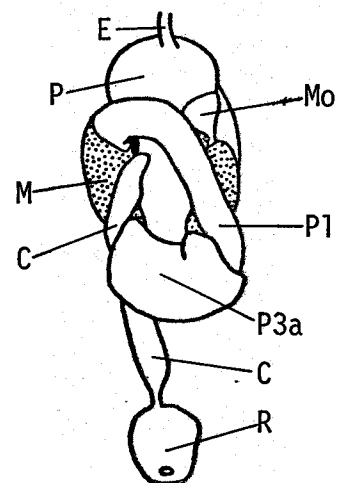


FIG. 7

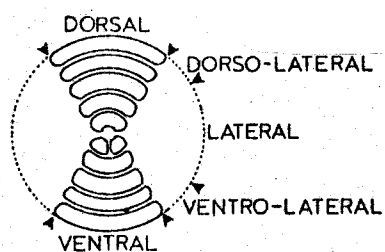


FIG. 8

III. MATERIAL E MÉTODOS

III.1. Generalidades

Todas as castas de Isoptera são sempre conservadas, manipuladas, observadas e desenhadas imersas em álcool a 80%.

Uma placa de Petri cheia de areia branca até a metade serviu para imobilizar os exemplares até parcialmente enterrados, para desenho. Para observação e comparação utilizou-se a areia escura de praia, depois de bem lavada com água pura, que incomoda menos os olhos.

A abertura das mandíbulas das diversas castas e a dissecação do operário para exame do tubo digestivo requerem a utilização de um instrumento cortante adequado às operações com espécimes de dimensões reduzidas (2,8–5,8 mm). Para isso confeccionei e utilizei uma "pinça de dissecação", i.e., uma pinça de aço com pontas delgadas, esmerilhadas com cuidado até os bordos se assemelharem a lâminas cortantes.

Micro-alfinetes manipulados por intermédio de pinças serviram para distender o canal alimentar do operário e imobilizá-lo em uma chapa de isopor no fundo de uma placa de Petri.

Os desenhos foram realizados com câmara clara, acoplada a uma lupa binocular ou, no caso das válvulas entéricas, a um microscópio. Os aumentos usados atenderam ao objetivo de obter desenhos com tamanhos aproximadamente iguais. As estrias das regiões molares, muito difíceis de se visualizar à lupa, foram eletromicrografadas (figs. 72-105) e não estão representadas nos desenhos das mandíbulas (figs. 9-71). A superfície preta entre alguns componentes do intestino, nos desenhos do intestino enrolado (por exemplo figs. 182-185), significa ausência de órgãos.

Os procedimentos para a abertura das mandíbulas de alados e operários e para a dissecação do operário, descritos a seguir, são relativamente simples mas requerem alguma habilidade e experiência.

III.2 Mandíbulas

Para facilidade de manuseio, devido ao tamanho reduzido, as mandíbulas não foram desarticuladas da cabeça, mas apenas afastadas entre si. Não se utilizaram operários cujas mandíbulas apresentassem sinais de desgaste devido ao uso.

Para se visualizarem os bordos operacionais das mandíbulas dos alados e dos operários é necessário seccionar, de preferência pela face ventral, a musculatura que liga cada mandíbula à cabeça, evitando-se danificar a musculatura mais externa; as mandíbulas se abrem ao serem empurradas pela base com a ponta de uma pinça ou estilete. Os desenhos da vista dorsal têm por objetivo mostrar o contorno da dentição e da proeminência molar, e o perfil da placa molar; o da vista frontal da mandíbula direita, detalhes da placa molar.

III.3 Tubo digestivo do operário

Para a dissecação do operário utilizou-se o método descrito por Sands (1972: 10), que consiste em romper, nas proximidades das coxas posteriores, o tegumento da face ventral do corpo e, desse ponto, estender o corte em direção ao reto e à face dorsal. Dessa maneira o tegumento, unido ao corpo unicamente na extremidade do reto, pode ser destacado com facilidade. Extirpam-se ainda o cordão nervoso, tubos de Malpighi, gorduras e os resíduos das membranas pleurais. Obtém-se uma vista do tubo digestivo desde o término do esôfago até o reto. O posicionamento para desenho das faces dorsal, ventral e laterais foi conferido com o tubo digestivo visível por transparência em um exemplar não dissecado.

Para o estudo de seus componentes, o tubo digestivo foi seccionado em 2 ou 3 segmentos e distendido com cuidado, para evitar quebra. A visualização da válvula esômodeal e da porção invaginada da válvula entérica requerem, respectivamente, o esvaziamento do mesêntero e do terceiro segmento proctodeal. Para tanto seccionam-se esses segmentos nas proximidades das respectivas válvulas e pressionam-se, repetidas vezes, os segmentos contra o fundo de uma placa de Petri, expelindo-se o seu conteúdo. Para o estudo da armadura interna, a moela e a válvula entérica, esvaziadas por pressões repetidas, foram abertas com pinça de dissecação, desidratadas em álcool absoluto seguido de xilol, e montadas entre lâmina e lamínula com o preparado comercial Entellan (Laboratório Merck); a coloração natural da armadura é suficiente para o estudo e dispensa coloração artificial.

III.4. Espécimes estudados

Estudou-se uma espécie de cada gênero, sempre que disponível a espécie-tipo. Os exemplares utilizados pertencem à coleção do Museu de Zoologia de São Paulo.

O alado de *Convexitermes* sp é desconhecido, de maneira que foram estudadas as mandíbulas do alado de *C. manni*, espécie muito próxima de *C. sp.* As mandíbulas do alado de *Angularitermes*, casta não disponível para estudo, foram descritas por Matthews (1977: 233-234), para *A. orestes*; as mandíbulas do operário comumente apresentam-se muito desgastadas.

Agnathotermes glaber, alados, operários, amostra n° 5784 (Brasil: Minas Gerais)

Angularitermes orestes, operários, amostra n° 5018 (Brasil: Minas Gerais)

Araujotermes caissara, alados, operários, amostras n° 7606 e 7685 (Brasil: São Paulo)

Atlantitermes guarinim, 2 reis, 2 rainhas, operários, amostras n° 7598 e 7599 (Brasil: São Paulo)

Coatitermes clevelandi, alados, operários, amostra n° 8095 (Brasil: Mato Grosso)

Convexitermes manni, 2 alados, amostra n° 3500 (Guiana)

Convexitermes sp, operários, amostra n° 8057 (Brasil: Mato Grosso)

Cyranotermes timuassu, alados, operários, amostras n° 5936 (Brasil: Minas Gerais) e 6868 (Brasil: Distrito Federal)

Subulitermes microsoma, alados, operários, amostras n° 3919 e 6642 (Brasil: Mato Grosso)

IV. TAXONOMIA DOS GÊNEROS ESTUDADOS

A situação taxonômica dos 8 gêneros estudados será publicada em breve pelo autor e está esquematizada abaixo. *Araujotermes* e *Coatitermes* são novos e aguardam descrição, *Atlantitermes* foi descrito por Fontes (1979) e a bibliografia para os demais gêneros encontra-se em Araujo (1977).

Agnathotermes (ex subgênero de *Convexitermes*)

A. glaber — espécie-tipo

Angularitermes

A. clypeatus

A. nasutissimus — espécie-tipo

A. orestes

Araujotermes

A. caissara — espécie-tipo

A. parvellus (ex *Subulitermes*)

A. zeteki (ex *Subulitermes*)

Atlantitermes

A. guarinim — espécie-tipo

A. ibitiriguara

A. kirbyi (ex *Subulitermes*)

A. oculatissimus (ex *Subulitermes*)

A. osborni (ex *Subulitermes*)

A. raripilus (ex *Subulitermes*)

A. snyderi (ex *Subulitermes*)

Coatitermes

C. clevelandi — espécie-tipo (ex *Convexitermes*)

C. kartaboensis (ex *Convexitermes*)

C. mazaruniensis (ex *Convexitermes*)

C. pallidus (ex *Convexitermes*)

Convexitermes

C. convexifrons — espécie-tipo

C. manni

C. nigricornis

C. nigricornis fuscus

Cyranotermes

C. timuassu — espécie-tipo

Subulitermes

S. angusticeps

S. baileyi

S. microsoma — espécie-tipo

S. thompsonae

V. MANDÍBULAS DO ALADO E DO OPERÁRIO

A morfologia da dentição das mandíbulas do alado ou do operário foi utilizada na classificação e filogenia dos Isoptera propostas, respectivamente, por Holmgren (1911; 1912) e Hare (1937), e após o estudo de Ahmad (1950), onde serviu como base para um extenso estudo filogenético, tem desempenhado papel importante na sistemática dos cupins (por exemplo, Krishna, 1961; 1968; Sands, 1965; 1972; Sen-Sarma, 1968).

Sands (1965) utilizou o desenvolvimento das estrias das regiões molares na classificação dos Nasutitermitinae, e esse autor (l.c.) e Deligne (1966) demonstraram que o desenvolvimento das estrias e a forma da placa molar estão associados ao hábito alimentar dos Isoptera.

As mandíbulas (dentição e, em menor extensão, regiões molares) dos Nasutitermitinae neotropicais estão descritas em publicações (arroladas em Araujo, 1977) sobre a sistemática dos cupins dessa região e em alguns dos trabalhos citados acima. Inúmeros gêneros necessitam estudo mais detalhado.

V.1. Índice da mandíbula esquerda (tabela 1)

O índice da mandíbula esquerda do operário de *Cyranotermes* é maior do que o do alado, e consideravelmente maior do que o índice do alado e operário dos demais gêneros.

O índice do alado de *Angularitermes* é desconhecido. Mathews (1977: 233) calculou em aproximadamente 0,77 o índice da mandíbula esquerda do alado de *A. orestes*, mas esse valor foi encontrado dividindo-se a distância entre os dentes apical (A) e primeiro + segundo marginal (M1+2) pela distância entre o primeiro + segundo marginal (M1+2) e a proeminência molar (Prm) ("índice modificado" de Mathews), e não pela distância entre o primeiro + segundo marginal (M1+2) e o terceiro marginal (M3) (índice de Emerson). O índice modificado da mandíbula esquerda do operário de *A. orestes*, estudado nesta dissertação, é aproximadamente 1,15 e, portanto, consideravelmente maior do que o do alado.

O índice de *Agnathotermes* é consideravelmente maior do que o dos demais gêneros. Os gêneros restantes, em ordem decrescente de índice mandibular, aparentemente são: *Subulitermes*, *Coatitermes*, *Araujotermes*, *Atlantitermes* e *Convexitermes*.

Os índices não serão comparados com mais profundidade, pelas razões apresentadas na discussão (VI.1.).

V.2. Dentição e regiões molares

V.2.1. Dentição

As mandíbulas dos gêneros estudados podem ser reunidas em 3 grupos, de acordo com sua dentição.

1. Dentição marginal completa, com dentes desenvolvidos (*Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*) (figs. 9-71)

Gêneros com dois tipos de operário, muito semelhantes na morfologia e diferentes pelas mandíbulas. A frequência de cada operário é diferente e está discutida no item VI.3.

Índice da mandíbula esquerda 0,66-1,91, dentes marginais desenvolvidos, e estrias vestigiais nas regiões molares (presentes pelo menos na mandíbula esquerda; figs. 72-99).

Mandíbula esquerda. Dente apical (A) com margem posterior côncava (mais acentuadamente em *Subulitermes* e *Agnathotermes*). Primeiro + segundo marginal (M1+2) com margem anterior reta. Terceiro marginal (M3) com margem posterior convexa, menos desenvolvido do que o primeiro + segundo marginal, e um pouco menor no "operário com intervalo amplo". Dente molar (Dm) aproximadamente tão desenvolvido quanto ou mais desenvolvido do que o terceiro marginal, e em sua maior parte sob a proeminência molar (Prm).

Mandíbula direita. Dente apical (A) com margem posterior côncava (mais acentuadamente em *Subulitermes* e *Agnathotermes*). Primeiro marginal (M1) com margens anterior e posterior retas. Segundo marginal (M2) com ápice arredondado, menor do que o primeiro marginal; um pouco menor em *Agnathotermes* do que nos demais gêneros. Percurso entre o segundo marginal e a placa molar (Plm) côncavo.

As mandíbulas dos dois tipos de operário e do alado têm aproximadamente o mesmo tamanho. As mandíbulas do "operário com intervalo amplo" serão comparadas com as do "operário com intervalo estreito", e as do alado (iguais nos dois sexos) com as dos operários.

"Operário com intervalo estreito", mandíbula esquerda. Margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal sinuosa em *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes* e *Subulitermes* (figs. 12, 21, 30, 48), pouco ou não sinuosa em *Coatitermes* (fig. 39), e não sinuosa em *Agnathotermes* (fig. 57). Intervalo entre o terceiro dente marginal e a proeminência molar mais estreito do que a base do terceiro marginal (mais acentuadamente em *Subulitermes*, fig. 48).

"Operário com intervalo estreito", mandíbula direita. Ponta do segundo dente marginal aproximadamente a meio caminho entre a ponta do primeiro marginal e a placa molar.

"Operário com intervalo amplo", mandíbula esquerda. Intervalo entre o terceiro dente marginal e a proeminência molar um pouco mais largo do que no "operário com intervalo estreito" em *Convexitermes* e *Agnathotermes* (figs. 15, 60), e notavelmente mais largo nos demais gêneros. Intervalo aproximadamente tão largo quanto a base do terceiro dente marginal em *Convexitermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes* (figs. 15, 42, 51, 60), e acentuadamente mais largo em *Atlantitermes* e *Araujotermes* (figs. 24, 33).

"Operário com intervalo amplo", mandíbula direita. Ponta do segundo dente marginal mais próxima da ponta do primeiro marginal em *Convexitermes* e *Atlantitermes* (figs. 17, 23), e aproximadamente a meio caminho entre a ponta do primeiro marginal e a placa molar nos demais gêneros.

Alado, mandíbula esquerda. Margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal não sinuosa em *Atlantitermes* (fig. 18). Intervalo entre o terceiro dente marginal e a proeminência molar com largura intermediária entre o dos dois tipos de operário. Dente molar mais escondido sob o proeminência molar.

Alado, mandíbula direita. Ponta do segundo dente marginal mais próxima da ponta do primeiro marginal em *Convexitermes* e *Atlantitermes* (figs. 11, 20; como no "operário com intervalo amplo" figs. 17, 26), e aproximadamente a meio caminho entre a ponta do primeiro marginal e a placa molar nos demais gêneros (como nos dois tipos de operário).

2. Dentição marginal completa, com dois dentes reduzidos (*Angularitermes*; figs. 63-65)

Um tipo de operário. Índice da mandíbula esquerda (desconhecido no alado) do operário 1,46, terceiro dente marginal da mandíbula esquerda e segundo marginal da mandíbula direita reduzidos, e regiões molares sem estrias (figs. 100-101).

A julgar pela descrição e figuras de Mathews (1977: 233-234, fig. 166), a dentição das mandíbulas do alado de *Angularitermes orestes* é semelhante à do operário.

Mandíbula esquerda. Dente apical (A) com margem posterior fortemente côncava. Margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal (M1+2) e terceiro marginal (M3) sinuosa. Terceiro marginal muito reduzido, visível como uma projeção pontiaguda anterior ao dente molar (Dm). Intervalo entre o terceiro marginal e a proeminência molar estreito. Dente molar desenvolvido, maior parte sob a proeminência molar (Prm).

Mandíbula direita. Dente apical (A) com margem posterior fortemente côncava. Segundo dente marginal (M2) visível como uma projeção arredondada a meio caminho entre a ponta do primeiro marginal e a placa molar (Plm). Percurso entre a ponta do segundo marginal e a placa molar côncavo.

3. Dentição marginal incompleta (*Cyranotermes*; figs. 66-71)

Um tipo de operário. Índice da mandíbula esquerda do alado 2,00 e do operário 2,64, terceiro dente marginal da mandíbula esquerda reduzido, segundo dente marginal da mandíbula direita ausente, e regiões molares sem estrias (figs. 102-105).

As mandíbulas do alado (iguais nos dois sexos) são consideravelmente menores e menos esclerotizadas e serão comparadas com as do operário.

Operário, mandíbula esquerda (fig. 69). Dente apical (A) com margem posterior fortemente côncava. Margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal (M1+2) e terceiro marginal (M3) regularmente côncava. Terceiro marginal (M3) muito reduzido, visível como uma projeção arredondada anterior ao dente molar (Dm). Intervalo entre o terceiro marginal e a proeminência molar (Prm) largo. Dente molar desenvolvido, apenas uma pequena parte oculta sob a proeminência molar (a pon-

ta do dente molar é visível no intervalo entre o terceiro marginal e a proeminência molar).

Operário, mandíbula direita (fig. 71). Dente apical (A) com margem posterior fortemente côncava. Percurso entre o primeiro marginal (M1) e a placa molar (Plm) côncavo.

Alado, mandíbula esquerda (fig. 66). Margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal sinuosa. Terceiro marginal muito reduzido, visível como uma projeção ponteaguda anterior ao dente molar. Intervalo entre o terceiro marginal e a proeminência molar mais largo do que no operário.

Alado, mandíbula direita (fig. 68). Como no operário.

V.2.2. Regiões molares

Proeminência molar

A proeminência molar se estende bem além da ponta do dente molar.

Nos gêneros com dentição completa e desenvolvida a proeminência molar do "operário com intervalo amplo" é um pouco mais estreita do que a do "operário com intervalo estreito". A proeminência molar do alado pode ter largura aproximadamente igual ou ser mais estreita do que a dos operários, e é ponteaguda em *Convexitermes* e *Coatitermes* (figs. 9, 36).

Em *Angularitermes*, a proeminência molar do alado (cf. Mathews, 1977, fig. 166) parece ser mais estreita do que a do operário, que é bastante larga e tem ápice arredondado (fig. 63). Em *Cyranotermes*, a proeminência molar do alado (fig. 66) se estreita mais regularmente em direção ao ápice ponteagudo do que a do operário (fig. 69).

Placa molar

Em todos os gêneros, a placa molar é mais comprida do que larga e sua superfície é visivelmente côncava, devido às margens arredondadas e proeminentes. Em perfil, a margem dorsal é côncava e a margem ventral convexa. Em vista frontal, a margem dorsal (lado direito das figuras) é sinuosa e a margem ventral convexa.

Nos gêneros com dentição marginal completa e desenvolvida, a placa molar do "operário com intervalo amplo" tem largura aproximadamente igual à do "operário com intervalo estreito" em *Convexitermes* e *Atlantitermes* (figs. 13, 16, 22, 25), é um pouco mais estreita em *Araujotermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes* (figs. 31, 34, 49, 52, 58, 61), e muito mais estreita em *Coatitermes* (figs. 40, 43). A placa molar do alado é mais estreita do que a do "operário com intervalo estreito" em todos os gêneros, e mais estreita do que a do "operário com intervalo amplo" em *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*; em *Araujotermes* e *Coatitermes*, a placa molar do alado é aproximadamente tão larga quanto a do "operário com intervalo amplo".

Em *Angularitermes* a placa molar parece ser tão larga no operário como no alado (cf. Mathews, 1977: 234).

Em *Cyranotermes*, a placa molar é bem mais estreita no alado do que no operário (figs. 67, 70).

Os espessamentos apicais (ea) são sempre bem desenvolvidos; o ventral é discernível mesmo com a mandíbula em vista dorsal.

A chanfradura basal (cb), em perfil, é pouco evidente no operário em *Atlantitermes*, *Agnathotermes* e *Cyranotermes* (figs. 23, 26, 59, 62, 71), e pouco ou não evidente no alado em todos os gêneros.

Estrias (figs. 72-105; tabela 2)

Rudimentares, presentes apenas nos gêneros com dentição marginal completa e desenvolvida.

Por dispor de apenas 1 ou 2 espécimes, não foi possível preparar eletromiografias das mandíbulas do alado de *Convexitermes* e *Atlantitermes*, do "operário com intervalo estreito" de *Agnathotermes*, e do "operário com intervalo amplo" de *Coatitermes*. A presença ou ausência de estrias foi, então, constatada à lupa. Por esse motivo, e devido também à possibilidade de haver abrasão das estrias em decorrência da atividade alimentar do cupim, para fins descritivos não será levado em conta o menor desenvolvimento das estrias da placa molar de alguns espécimes (figs. 79, 81, 85, 95), quando comparadas às estrias da placa molar de outros espécimes

do mesmo gênero.

Em cada gênero, a estriação das regiões molares das mandíbulas do alado (com exceção de *Subulitermes* e *Agnathotermes*) e dos dois tipos de operário é semelhante.

Proeminência molar. Estrias basais mais desenvolvidas. Menor número de estrias em *Subulitermes*.

Placa molar. Não há estrias no alado em *Subulitermes* e *Agnathotermes* (figs. 91, 97). No alado e operários, as estrias desaparecem perto da margem ventral (lado esquerdo das figuras) da placa em *Convexitermes*, *Atlantitermes* e *Araujotermes* (figs. 73, 75, 77, 79, 81, 83, 85), e só estão presentes na metade dorsal da placa (aparentemente são também um pouco menos numerosas) em *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes* (figs. 87, 89, 93, 95, 99).

TABELA 1 — Índices da mandíbula esquerda (Emerson, 1960a) do alado e operário dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical

	Alado	Operário	
		"intervalo estreito"	"intervalo amplo"
<i>Convexitermes</i>	0,66	0,77*	0,78
<i>Atlantitermes</i>	0,81	0,77*	0,68
<i>Araujotermes</i>	0,82	0,83*	0,80
<i>Coatitermes</i>	0,85	1,13*	1,00
<i>Subulitermes</i>	1,17	1,02	1,12*
<i>Agnathotermes</i>	1,67	1,91	1,88*
<i>Angularitermes</i>	—		1,46
<i>Cyranotermes</i>	2,00		2,64

* operário mais freqüente

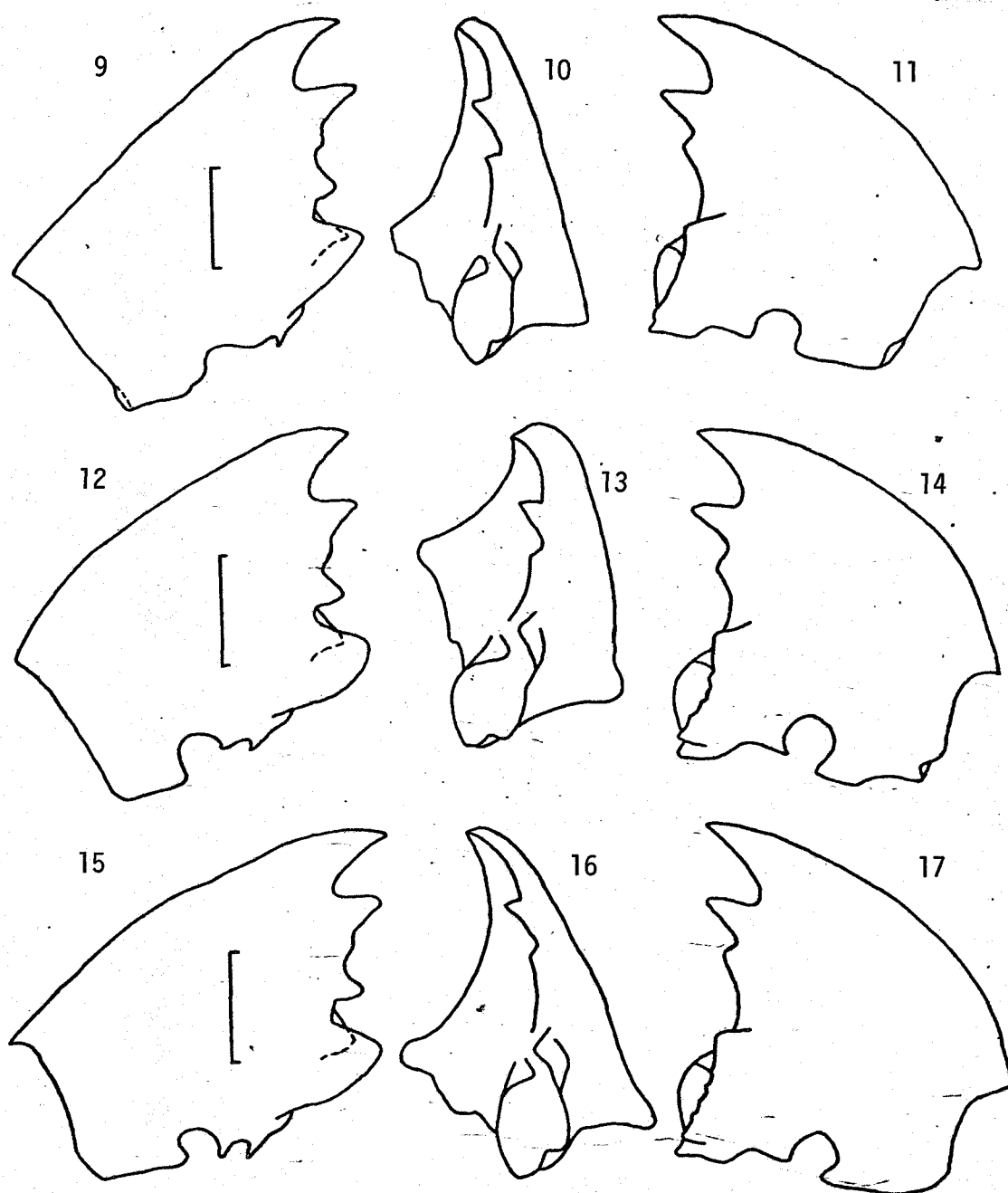
TABELA 2 — Número de estrias nas regiões molares das mandíbulas do alado e operário dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical

	Alado		Operário			
	Prm	Plm	"intervalo estreito"		"intervalo amplo"	
			Prm	Plm	Prm	Plm
<i>Convexitermes</i>						
<i>Atlantitermes</i>	5 ou +	5-6	5 ou +	5-6	5 ou +	5-6
<i>Araujotermes</i>						
<i>Coatitermes</i>	5 ou +	4-5	5 ou +	4-5	5 ou +	4-5
<i>Subulitermes</i>	±3	0	±3	4-5	±3	4-5
<i>Agnathotermes</i>	4 ou +	0	4 ou +	4-5	4 ou +	4-5
<i>Angularitermes</i>	0	0		0		
<i>Cyranotermes</i>	0	0		0		

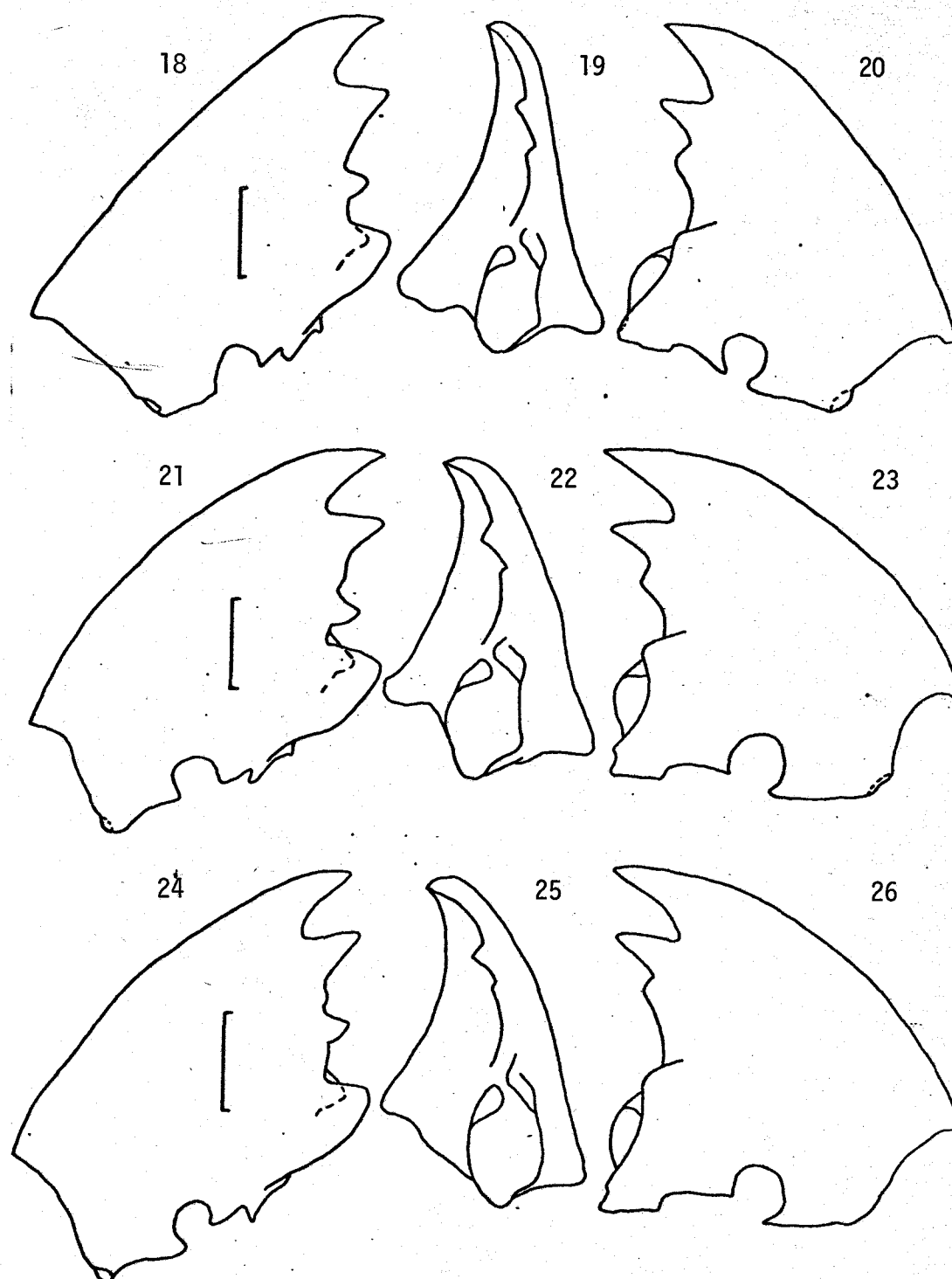
Prm, proeminência molar; Plm, placa molar

TABELA 3 — Principais características das mandíbulas dos gêneros nasutos geófagos das regiões Neotropical e Etiópica

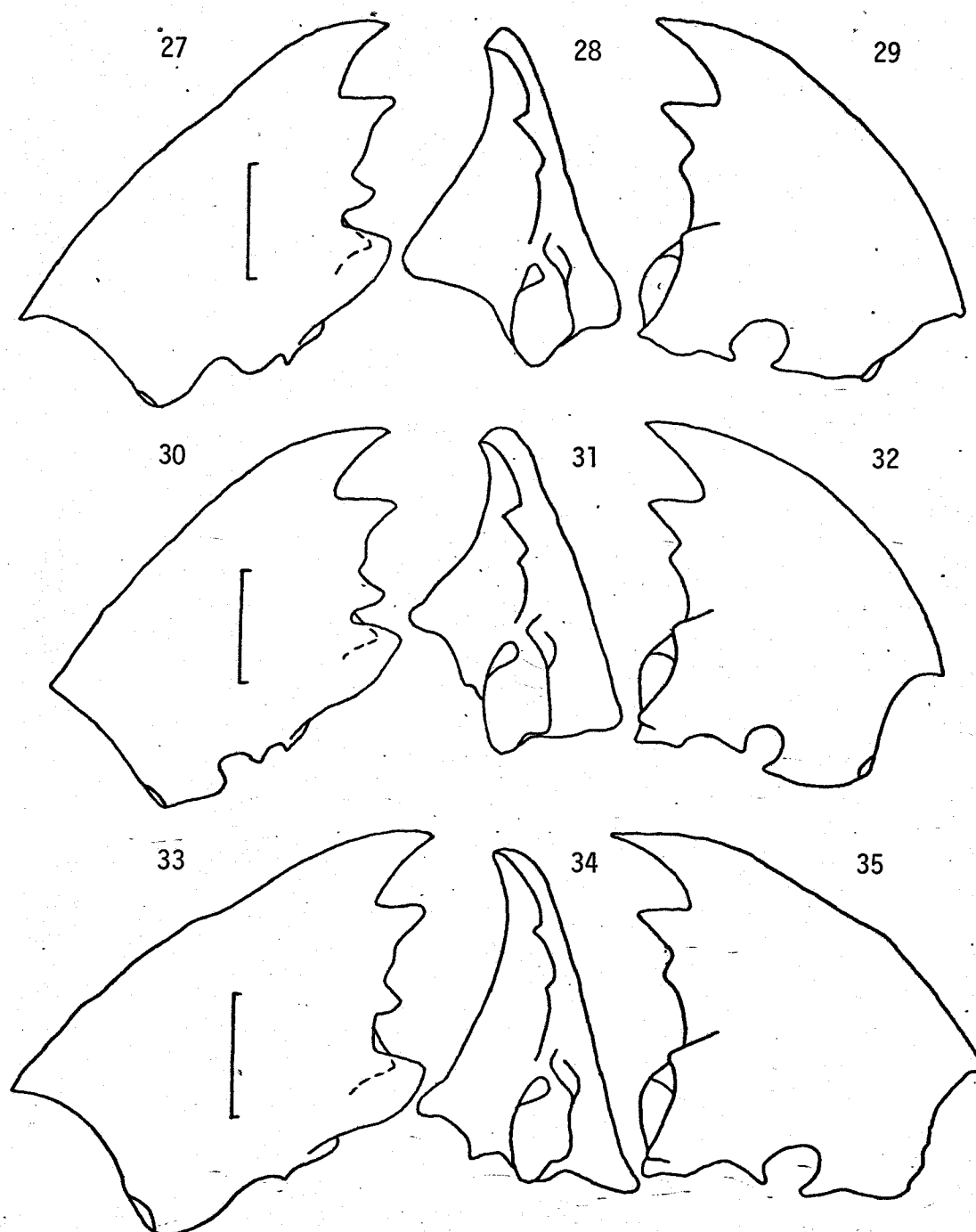
	Dentição marginal	Estrias das regiões molares	Índice da mandíbula esquerda (Emerson, 1960a)	
			Alado	Operário
<i>Convexitermes</i>				
<i>Atlantitermes</i>				
<i>Araujotermes</i>				
<i>Coatitermes</i>				
<i>Subulitermes</i>	completa e desenvolvida	rudimentares	0,66-1,67	0,68-1,91
<i>Agnathotermes</i>				
<i>Eutermellus</i>				
<i>Afrosubulitermes</i>				
<i>Verrucositermes</i>				
<i>Angularitermes</i>	completa, M2 e M3 reduzidos	ausentes		1,46
<i>Cyranotermes</i>				
<i>Postsubulitermes</i>	incompleta (M2 ausente), M3 reduzido	ausentes	2,00-3,17	2,63-3,59
<i>Mineutermes</i>				
<i>Tarditermes</i>				



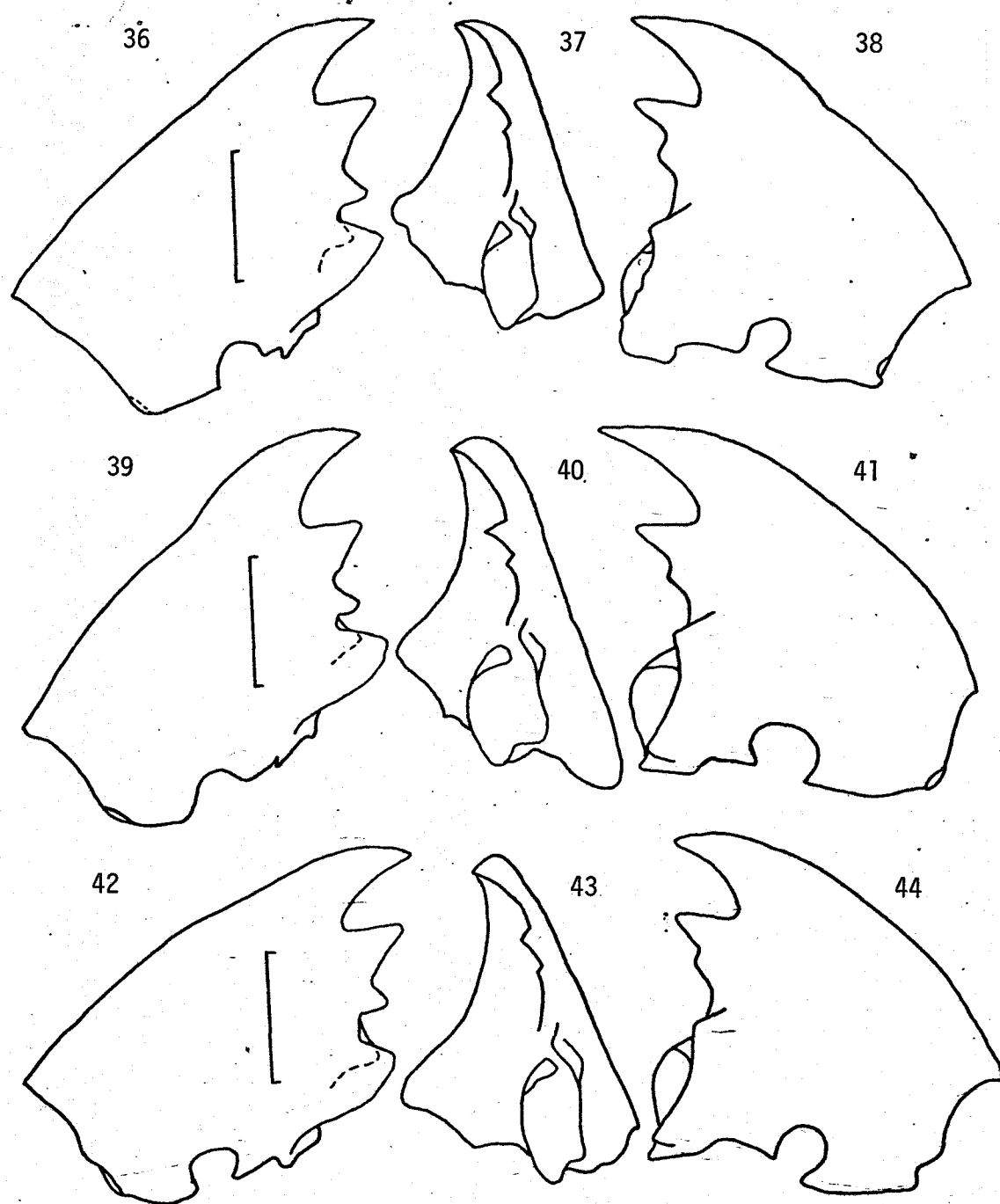
Mandíbulas. *Convexitermes manni*, alado, 9-11. *C. sp.*, operário, 12-14 ("intervalo estreito"), 15-17 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



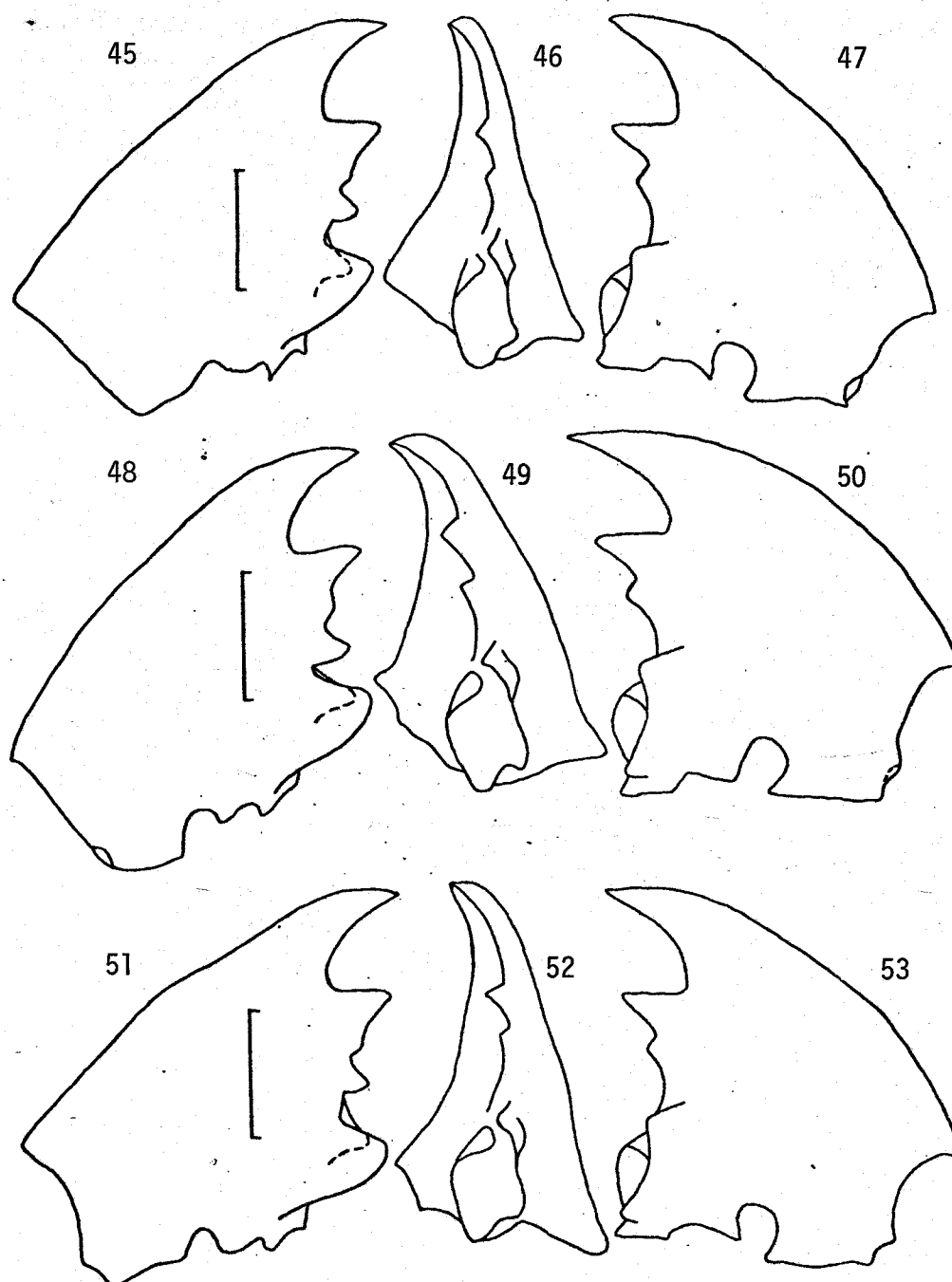
Mandíbulas. *Atlantitermes guarinim*, alado, 18-20; operário, 21-23 ("intervalo estreito"), 24-26 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escala 0,10mm.



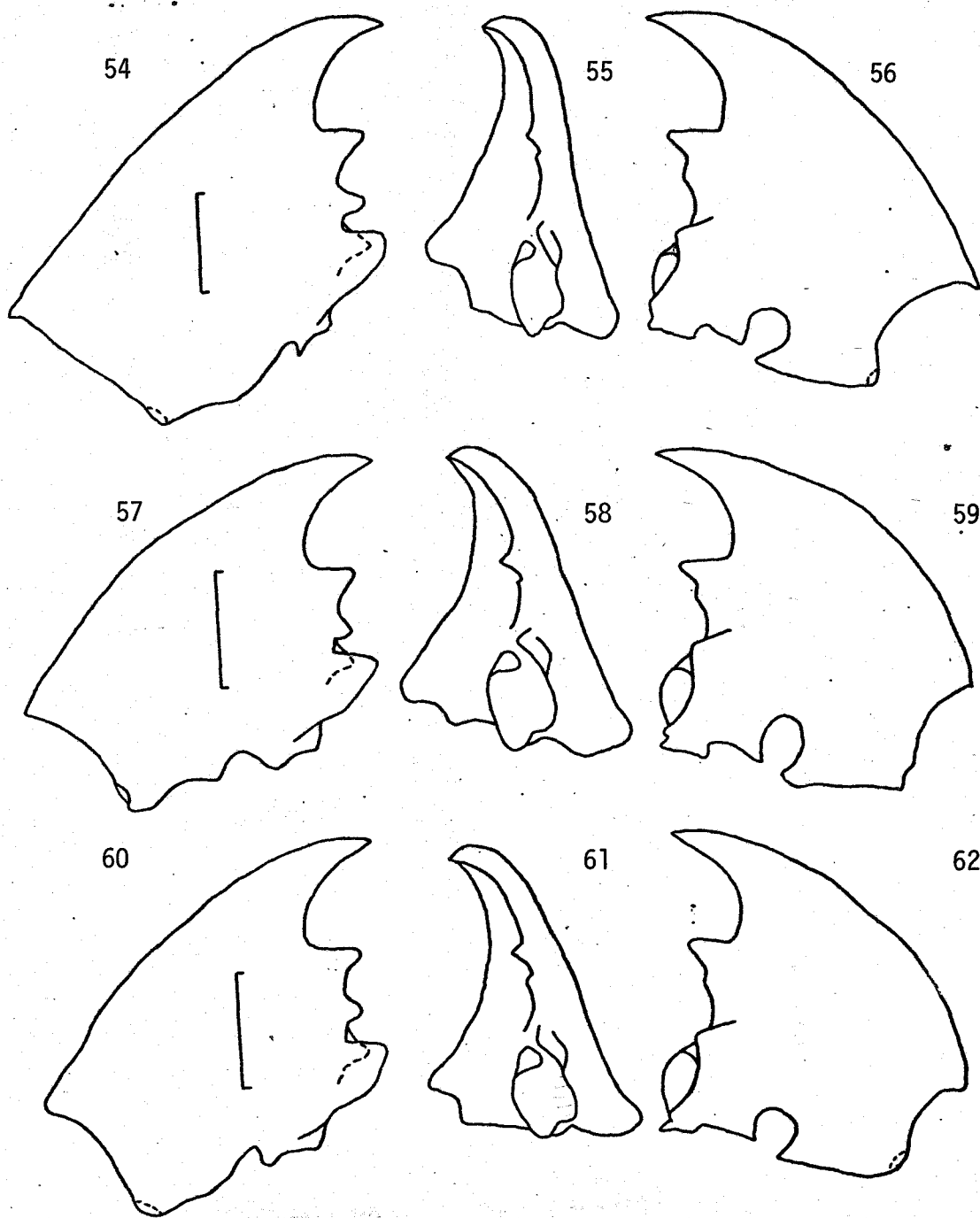
Mandíbulas. *Araujotermes caissara*, alado, 27-29; operário, 30-32 ("intervalo estreito"), 33-35 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



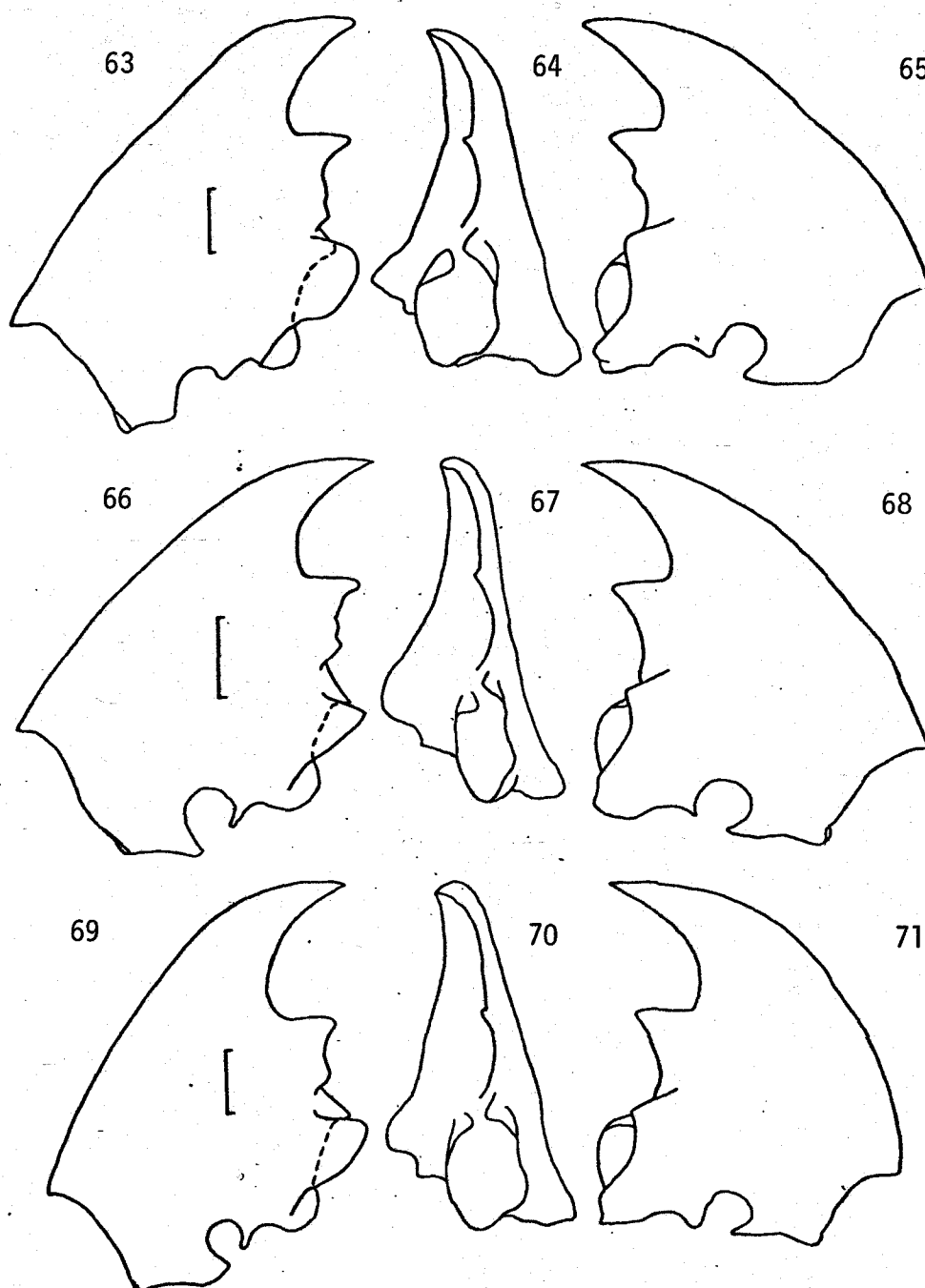
Mandíbulas. *Coatitermes clevelandi*, alado, 36-38; operário, 39-41 ("intervalo estreito"), 42-44 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



Mandíbulas. *Subulitermes microsoma*, alado, 45-47; operário, 48-50 ("intervalo estreito"), 51-53 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



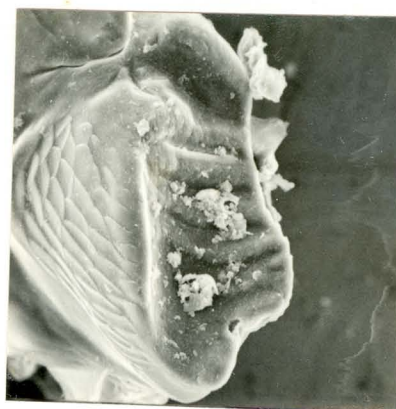
Mandíbulas. *Agnathotermes glaber*, alado, 54-56; operário, 57-59 ("intervalo estreito"), 60-62 ("intervalo amplo"). Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



Mandíbulas. *Angularitermes orestes*, operário, 63-65. *Cyranotermes timuassu*, alado, 66-68; operário, 69-71. Vista dorsal das mandíbulas e vista frontal da placa molar. Escalas 0,10mm.



72



73

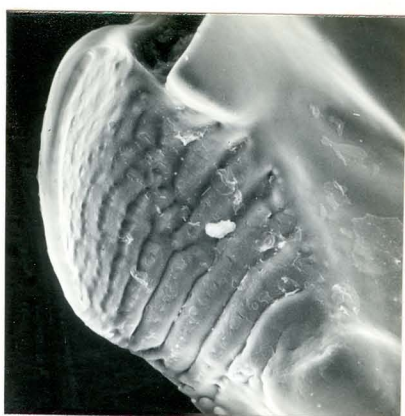


74



75

Convexitermes sp. Operário, 72-73 ("intervalo estreito"), 74-75 ("intervalo amplo").
Respectivamente proeminência molar e placa molar.



76



77



78



79

Atlantitermes guarinim. Operário, 76-77 ("intervalo estreito"), 78-79 ("intervalo amplo"). Respectivamente proeminência molar e placa molar.



80



81



82



83



84



85

Araujotermes caissara. Alado, 80-81. Operário, 82-83 ("intervalo estreito"), 84-85 ("intervalo amplo"). Respectivamente proeminência molar e placa molar.



86



87



88



89

Coatitermes clevelandi. Alado, 86-87. Operário, 88-89 ("intervalo estreito").
Respectivamente proeminência molar e placa molar.



90



91



92



93



94



95

Subulitermes microsoma. Alado, 90-91. Operário, 92-93 ("intervalo estreito"), 94-95 ("intervalo amplo"). Respectivamente proeminência molar e placa molar.



96



97



98



99

Agnathotermes glaber. Alado, 96-97. Operário, 98-99 ("intervalo amplo").
Respectivamente proeminência molar e placa molar.

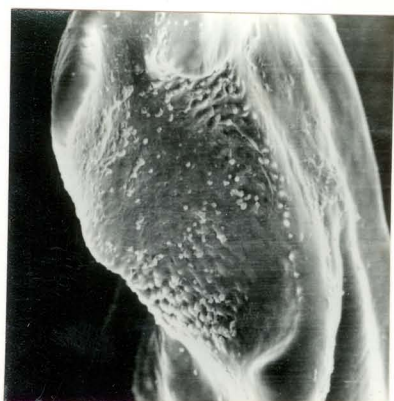


100



101

Angularitermes orestes. Operário, 100-101. Respectivamente proeminência molar e placa molar.



102



103



104



105

Cyranotermes timuassu. Alado, 102-103. Operário, 104-105. Respectivamente proeminência molar e placa molar.

VI. DISCUSSÃO DAS MANDÍBULAS DO ALADO E DO OPERÁRIO

Informações sobre o hábito alimentar e a morfologia das mandíbulas dos Isoptera, encontradas na literatura, são esparsas e geralmente incompletas, com exceção de alguns cupins xilófagos e geófagos, com os quais os nasutos estudados serão comparados. Entretanto, um estudo bastante extenso sobre a morfologia e o funcionamento das mandíbulas dos Isoptera está sendo preparado por W.A.Sands, do British Museum (Natural History), e em futuro próximo deverá propiciar comparações mais detalhadas e melhor conhecimento das adaptações das mandíbulas ao regime alimentar.

Os gêneros nasutos etiôpicos que comem solo foram estudados por Emerson (1960b) e revisados por Sands (1965), com um estudo detalhado das mandíbulas. Os gêneros de Madagascar e região Australiana (Emerson, 1960a) e da região Oriental (Ahmad, 1968) necessitam estudo mais completo das mandíbulas, que não serão, por isso, comparadas às dos gêneros neotropicais.

Como nos nasutos neotropicais, nos nasutos etiôpicos também se encontram mandíbulas com dentição marginal completa e desenvolvida (*Eutermellus*, *Afrosbulitermes* e *Verrucositermes*) e com dentição marginal incompleta (*Postsubulitermes*, *Mimeutermes* e *Tarditermes*). Nenhum gênero etiópico apresenta mandíbulas com dentição marginal completa mas com dois dentes reduzidos, como em *Angularitermes*.

VI.1. Índice da mandíbula esquerda

O índice da mandíbula esquerda (distância linear entre a ponta dos dentes apical e primeiro + segundo marginal dividida pela distância linear entre a ponta dos dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal) foi definido por Emerson (1960a: 5-6) para expressar o desenvolvimento do dente apical em relação aos marginais. Emerson (l.c.: 6) assinalou que nas mandíbulas menores é difícil realizar medições precisas e, portanto, variações de 0,10 ou mesmo 0,20 não são necessariamente significativas. Nos gêneros estudados nesta dissertação as medições foram feitas no rascunho dos desenhos, com tamanho consideravelmente maior do que os desenhos das estampas e confeccionados a partir de espécimes com mandíbulas aparentemente muito pouco desgastadas, mas várias objeções devem ser levadas em conta quando se comparam os índices: (i) os espécimes são pequenos (com exceção de *Angularitermes* e *Cyranotermes*), (ii) o desenho provavelmente não reflete com total fidelidade o formato da pe-

ça, e (iii) a posição das mandíbulas não é exatamente a mesma nos vários desenhos. Pode-se observar na tabela 1 que sem dúvida o índice da mandíbula esquerda é maior no operário do que no alado em *Cyranotermes*, maior no operário de *Cyranotermes* do que no alado e operários dos demais gêneros, maior no operário de *Angularitermes* do que no alado e operários de *Subulitermes*, *Coatitermes*, *Araujotermes*, *Atlantitermes* e *Convexitermes*, maior em *Agnathotermes* do que em *Subulitermes*, e maior em *Subulitermes* do que em *Convexitermes*. Entretanto, devido às razões apresentadas acima e diante da inexistência de medições em vários exemplares da mesma espécie (que proveriam uma base estatística para as comparações), parece sensato guardar para o futuro comparações mais minuciosas dos índices, seja entre gêneros ou entre castas da mesma espécie.

Mandíbulas com dentição marginal completa e desenvolvida. Nos gêneros neotropicais o índice varia de 0,66 (alado de *Convexitermes*) a 1,91 ("operário com intervalo estreito" de *Agnathotermes*), e nos gêneros etiôpicos de 0,89 (alado de *Afrosubulitermes*) a 1,62 (operário de *Eutermellus*).

Mandíbulas com dentição marginal incompleta. No gênero neotropical *Cyranotermes* o índice do alado é 2,00 e o do operário 2,64. Nos gêneros etiôpicos o índice do alado varia de 2,00 (*Mimeutermes*) a 3,23 (*Tarditermes*), e o do operário de 2,63 (*Postsubulitermes*) a 3,59 (*Mimeutermes*).

Nos gêneros nasutos não comedores de solo da região Neotropical o maior índice da mandíbula esquerda é 0,55 (operário de *Triangularitermes*; Mathews, 1977: 202), e nos gêneros da região Etiópica 0,50 (alado de *Leptomyxotermes*; Sands, 1965: 51).

Deligne (1966: 1325) comentou brevemente o maior desenvolvimento dos dentes apicais e a redução dos dentes marginais das mandíbulas dos Isoptera comedores de solo. Identificando-se o desenvolvimento dos dentes apicais em relação aos marginais através do índice da mandíbula esquerda, nos gêneros nasutos neotropicais e etiôpicos, os resultados acima permitem concluir:

1. O dente apical das mandíbulas dos gêneros que não se alimentam de solo é menor (ou no máximo tem desenvolvimento aproximadamente igual) do que os menores dentes apicais das mandíbulas dos gêneros geófagos.

2. Nos gêneros que comem solo, o dente apical é menos desenvolvido (índice

0,66-1,91) nas mandíbulas com dentição marginal completa do que nas mandíbulas (operário) com dentição marginal incompleta (Índice do operário 2,63-3,59).

VI.2. Caracteres adaptativos das mandíbulas dos gêneros geófagos

As características comuns aos 8 gêneros neotropicais estudados nesta dissertação são: dente apical desenvolvido (menor Índice mandibular 0,66, em *Convexitermes*), tão grande quanto ou geralmente maior do que o primeiro + segundo marginal da mandíbula esquerda e maior do que o primeiro marginal da mandíbula direita; ângulo entre esses dentes consideravelmente grande (menor ângulo cerca de 45°, em *Atlantitermes*); terceiro marginal da mandíbula esquerda reduzido em *Angularitermes* e *Cyranotermes* e desenvolvido nos demais gêneros; dente molar desenvolvido (tanto quanto ou mais do que o terceiro marginal); quando presente, segundo marginal com ápice arredondado; ângulo entre a margem posterior do primeiro marginal e a margem anterior do segundo marginal da mandíbula direita aproximadamente igual ou maior do que 90°; regiões molares côncavas, com estrias pouco desenvolvidas ou ausentes. O segundo dente marginal da mandíbula direita é ausente em *Cyranotermes*, reduzido em *Angularitermes* e desenvolvido nos demais gêneros (menor em *Agnathotermes*).

Os gêneros africanos *Eutermellus*, *Afrosubulitermes* e *Verrucositermes* possuem mandíbulas com dentição marginal completa e desenvolvida, e apresentam as mesmas características gerais dos gêneros neotropicais com mandíbulas desse tipo: Índice da mandíbula esquerda menor do que 2 (0,89-1,62), estrias vestigiais nas regiões molares, e as características descritas no item V (2.1). Também em *Eutermellus* e *Verrucositermes* a margem cortante entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal da mandíbula esquerda é sinuosa no alado e no operário (como em *Convexitermes*, *Araujotermes* e *Subulitermes*), e em *Afrosubulitermes* sinuosa apenas no operário (como em *Atlantitermes*).

Os gêneros africanos *Postsubulitermes*, *Mimeutermes* e *Tarditermes* apresentam mandíbulas com dentição incompleta e outras semelhanças com o gênero neotropical *Cyranotermes*: Índice da mandíbula esquerda ao redor de 2 (apenas no alado de *Cyranotermes* e *Mimeutermes*) ou maior do que 2, ausência de estrias nas regiões molares, e as características descritas no item V (2.1). Em adição, em *Mimeutermes* o Índice da man

mandíbula esquerda também é marcadamente maior no operário do que no alado, e em *Mimeuterms* e *Tarditerms* (e possivelmente também em *Postsubuliterms*) a placa molar da mandíbula direita também é mais estreita no alado do que no operário.

Nenhum gênero africano apresenta dois tipos de operário, que diferem basicamente pelas mandíbulas (como nos gêneros neotropicais *Convexitermes*, *Atlantiterms*, *Araujotermes*, *Coatiterms*, *Subuliterms* e *Agnathotermes*), mas esse assunto ainda requer investigação.

Os gêneros mandibulados neotropicais *Paracorniterms*, *Labiotermes*, *Armitermes* (algumas espécies) e *Curviterms*, da subfamília *Nasutitermitinae*, são geófagos; suas mandíbulas (Mathews, 1977: 205, 207, 210, 221, figs. 160-165) possuem dentes apicais desenvolvidos (índice da mandíbula esquerda 0,8-2,3), maiores do que os primeiros marginais, e placa molar côncava, sem estrias.

Os demais gêneros, nasutos e mandibulados, de *Nasutitermitinae* são xilófagos ou cortadores de folhas. Suas mandíbulas apresentam estrias proeminentes nas regiões molares. Em *Nasutiterms* (Sands & Lamb, 1975: 191, figs. 1-4; Mathews, 1977, prancha 14; Fontes & Terra, 1981, figs. 12-14), gênero/que se alimenta de madeira pouco decomposta, o segundo dente molar da mandíbula direita é mais desenvolvido do que nos nasutos geófagos e há estrias fortes nas regiões molares; a placa molar da mandíbula direita é plana e apresenta 9-12 estrias atravessando toda a sua largura, chanfradura basal pouco desenvolvida ou ausente, e nenhum espessamento apical (a estria apical, entretanto, destaca-se das demais por ser mais proeminente, e parece corresponder ao espessamento apical da margem dorsal da placa molar dos gêneros/geófagos). Em *Leptomyxotermes* (Sands, 1965: 51-53, figs. 163-165), *Kauderniterms* (Sands & Lamb, l.c., figs. 8-11) e *Caeteterms* (Fontes, 1981, figs. 9-12), nasutos que se alimentam de madeira em decomposição, a placa molar, de modo diverso da de *Nasutiterms*, é côncava e apresenta menos estrias (que são também menos proeminentes) e uma chanfradura basal nítida; como na placa molar de *Nasutiterms*, não há espessamentos apicais similares aos dos gêneros/geófagos.

A maioria dos *Termitinae* e todos os *Apicotermitinae*, da família *Termitidae*, são também geófagos; esse regime alimentar não é encontrado na subfamília *Macrotermi* *tinae* e nas demais famílias de *Isoptera* (Noirot & Noirot-Timothee, 1969: 51). As man

díbulas dos Termitinae geófagos (Deline, 1966: 1323-1324; Mathews, 1977: 112, 119, 123, 124, 128, 130, 134, 140, figs. 59-65, 67-70) apresentam dente apical bastante desenvolvido (índice da mandíbula esquerda 0,8-4,5, nos gêneros neotropicais; Mathews, l.c.), dentição marginal geralmente reduzida ou incompleta, e placa molar côncava, sem estrias. Os Apicotermitinae africanos foram revisados por Sands (1972) e 2 gêneros neotropicais foram descritos e estudados por Mathews (1977: 94-103); suas mandíbulas apresentam placa molar côncava e destituída de estrias, mas o desenvolvimento dos dentes apicais e marginais é variável.

Ahmad (1950: 76), Emerson (1960a: 2) e Sen-Sarma (1968: 19) salientaram que não há valor adaptativo nas diferenças morfológicas observadas nas mandíbulas do alado ou do operário de diferentes gêneros de Isoptera. Sands (1965: 10) e Deline (1966) demonstraram que nas mandíbulas dos gêneros geófagos as regiões molares são côncavas e possuem estrias rudimentares ou ausentes, enquanto nos gêneros que aproveitam outras fontes alimentares as regiões molares apresentam estrias desenvolvidas; em alguns destes últimos gêneros a ocorrência de uma placa molar côncava, com estrias mais reduzidas, parece estar associada ao hábito de ingerir resíduos vegetais ou madeira em fases mais avançadas de decomposição, alimento, portanto, mais macio (Deline, l.c.; Sands & Lamb, 1975: 191; Sands, comunicação pessoal).

Os resultados obtidos com o estudo dos gêneros nasutos geófagos neotropicais, e as comparações acima com outros gêneros geófagos, apoiam as conclusões de Sands e de Deline (l.c.) e permitem delinear as seguintes considerações sobre o morfologia das mandíbulas dos cupins com esse hábito alimentar:

1. Regiões molares com estrias rudimentares ou ausentes, e placa molar da mandíbula direita côncava.

2. Nasutos geófagos: dentes apicais desenvolvidos (índice da mandíbula esquerda 0,66-3,59), tão grandes quanto ou geralmente maiores do que os primeiros marginais; dentição marginal desenvolvida, reduzida ou incompleta (segundo dente marginal da mandíbula direita ausente); quando presente, segundo marginal com ápice arredondado e menor do que o primeiro marginal; ângulo entre a margem posterior do primeiro marginal e a margem anterior do segundo marginal aproximadamente igual ou maior do que 90°; placa molar com espessamentos apicais e chanfradura basal desenvolvidos.

Os dentes apicais são geralmente maiores (VI.1.), e o segundo dente marginal menor do que nos nasutos não geófagos.

Nos gêneros neotropicais e etiôpicos a presença de dentes marginais desenvolvidos (*Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes*, *Agnathotermes*, *Eutermellus*, *Afrosubulitermes* e *Verrucositermes*) está associada à presença de estrias nas regiões molares, e pelo menos nos gêneros neotropicais à ocorrência de 2 tipos de operário, com mandíbulas diferentes. A dentição incompleta (*Cyranotermes*, *Postsubulitermes*, *Mimeutermes* e *Tarditermes*) está associada a ausência de estrias nas regiões molares e aparentemente à ocorrência de um único tipo de operário; em adição, o índice da mandíbula esquerda do operário (menor índice 2,63, em *Postsubulitermes*) é consideravelmente mais elevado do que nos gêneros com dentes marginais desenvolvidos (maior índice 1,91, em *Agnathotermes*). O gênero neotropical *Angularitermes*, com dentição marginal completa mas com dentes terceiro e segundo marginais reduzidos, apresenta regiões molares lisas e apenas um tipo de operário, como nos gêneros com dentição marginal incompleta, mas o índice da mandíbula esquerda é menor.

Convém notar que pelo menos nos gêneros nasutos geófagos não ocorre redução do dente molar, fato que será discutido abaixo.

Sands & Lamb (1975: 190) argumentaram que o dente molar (Krishna, 1968: 265), quando bem desenvolvido, pode ter apenas função incisória, pois junto com o terceiro marginal ele atuaria contra o segundo marginal da mandíbula direita e, em alguns cupins comedores de madeira, parece constituir o principal elemento cortante da mandíbula esquerda; por isso, eles propuseram o nome quarto marginal em substituição a dente molar, alteração aceita por Fontes (1981) e Fontes & Terra (1981). Deligne (1966: 1325) explicou o funcionamento das regiões molares das mandíbulas dos Isoptera, sem se referir ao dente molar: nos gêneros xilófagos, as estrias molares fortemente desenvolvidas trituram o alimento pouco decomposto e compacto, como os dentes molares dos mamíferos ruminantes, enquanto nos gêneros geófagos o solo, alimento macio, é coligido e comprimido na cavidade oral pelas regiões molares côncavas e lisas. A observação das figuras 9-71 mostra claramente que o dente molar (pelo menos nas espécies que ingerem solo) trabalha contra a placa molar da mandíbula direita, exatamente no espaço entre os espessamentos apicais das margens dorsal e ventral da placa, provavelmente impelindo o alimento em direção à cavidade oral. Dessa maneira, em

bora seja possível postular também uma ação incisória, por enquanto parece conveniente utilizar o termo dente molar, para realçar a ação simultânea desse dente com a placa molar da mandíbula direita.

Pequenas diferenças intraespecíficas entre a morfologia das mandíbulas do alado e as do operário foram assinaladas por Sands (1965; 1972), Ahmad (1968), Mathews (1977) e Fontes (1979). Como já assinalado por esses autores para vários gêneros, o alado dos gêneros geófagos pode também ter dentes apicais um pouco menores, bem como regiões molares menos desenvolvidas do que no operário. As características encontradas no operário representam possivelmente uma maior adaptação à coleta de alimento (Sands, comunicação pessoal).

VI.3. O operário dimórfico dos gêneros com dentição marginal completa e desenvolvida

O fato mais notável observado nos gêneros estudados é a existência de 2 tipos de operário ("operário com intervalo estreito" e "operário com intervalo amplo"), que diferem essencialmente pelas mandíbulas, nos gêneros *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*. A frequência de cada operário é diferente, de maneira que um tipo é bastante comum, enquanto o outro é encontrado apenas ocasionalmente. O "operário com intervalo estreito" é o mais freqüente em *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes* e *Coatitermes*, e o "operário com intervalo amplo" em *Subulitermes* e *Agnathotermes*.

Em vários gêneros de Termitidae conhecem-se operários de 2 tamanhos (denominados operário grande e operário pequeno), que diferem também em alguns aspectos de sua morfologia. Sands (1972a:26) observou que em *Odontotermes* (Macrotermitinae) o operário grande é responsável pela coleta de alimento, e o operário pequeno pela construção do ninho e galerias e cuidado à prole. As mandíbulas do operário pequeno apresentam margens cortantes e regiões molares menos desenvolvidas do que no operário grande. As mandíbulas do operário pequeno são mais semelhantes às do alado, o que deve refletir similaridades comportamentais, pois escavar o ninho e cuidar dos jovens da colônia são funções parentais (Sands, comunicação pessoal).

Nos Nasutitermitinae, o gênero mandibulado *Syntermes* e vários gêneros nasutos não geófagos apresentam operários grandes e pequenos, que podem desempenhar funções

diferentes na colônia (MacMahan, 1977: 230-231, *Nasutitermes*; Mathews, 1977: 145-147, *Syntermes*). Não há na literatura qualquer referência a diferenças na morfologia das mandíbulas desses operários, ou comparações detalhadas com as mandíbulas do alado.

A literatura não registra a ocorrência de operários com tamanhos diferentes nos cupins nasutos geófagos. Nos gêneros neotropicais com 2 tipos de operário, as mandíbulas de um operário não se assemelham mais visivelmente às do alado do que às do outro operário. O que se observa é apenas uma pequena maior semelhança entre a mandíbula direita do alado e a do "operário com intervalo amplo", devido à localização do segundo dente marginal da mandíbula direita, em *Convexitermes* e *Atlantitermes* (figs. 11, 17; 20, 26), e devido ao desenvolvimento da placa molar, em *Araujotermes* e *Coatitermes* (figs. 28, 34; 37, 43).

Uma explicação para a existência de 2 tipos de operário pode, entretanto, ser proposta se analisarmos a ontogenia do operário e soldado dos Termitidae. Esse assunto foi extensamente revisto por Noirot (1969) e complementado por Noirot (1974) e Brian (1979).

O operário dos Termitidae não inclui necessariamente apenas indivíduos cujo desenvolvimento morfológico final foi alcançado. Glândulas promotoras de muda estão sempre presentes, ainda que o operário seja incapaz de mudar, como ocorre em muitas espécies. O operário pode sofrer uma série de mudas, continuando a ser operário (as mudas são geralmente acompanhadas por aumento na pigmentação, mas raramente resultando em crescimento, exceto de pernas e antenas, estruturas que apenas quando submetidas a medições acuradas permitem distinguir os vários estágios com precisão), ou pode sofrer uma muda e se transformar em um "soldado branco" (ou "pré-soldado"), estágio imaturo que com uma única muda resultará em um soldado. O "soldado-branco" é capaz de mudar unicamente em soldado, e este, por sua vez, é incapaz de mudar, embora possua glândula de muda. Conhecem-se diversos casos (Noirot, 1969: 320) de soldados originários de operários e, na mesma espécie, esse modo de origem pode coexistir com o clássico (isto é, a partir de uma determinada linhagem de imaturos).

Em contraste com os Hymenoptera sociais, as castas não reprodutoras dos Isoptera são sexuadas. Os operários e soldados podem ser machos, fêmeas, ou de ambos os sexos, dependendo da espécie; características sexuais externas não estão presentes,

de maneira que o reconhecimento do sexo depende de estudo das gônadas, rudimentares. Dependendo da espécie, operários de ambos os sexos podem ter o mesmo tamanho, ou os tamanhos podem ser diferentes. Soldados são geralmente unissexuados; podem existir 2 ou até mesmo 3 tamanhos de soldado, mas mesmo quando ocorrem os 2 sexos, essas diferenças raramente são devidas ao sexo.

O desenvolvimento dos cupins nasutos comedores de solo foi investigado apenas em *Eutermellus* e *Mimeutermes* (Noirot, 1955: 463-465; 1969: 330). Há operários de ambos os sexos, que diferem muito pouco entre si e sofrem uma única muda, resultando em "soldados brancos". Os soldados são, na maioria, machos. O desenvolvimento de vários Termitinae (Noirot, 1969: 328-329) geófagos é idêntico, mas os soldados são na maioria fêmeas.

Nos gêneros *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes* há 2 tipos de operário, que externamente são idênticos ou diferem muito pouco; apenas as mandíbulas permitem reconhecê-los com segurança. A frequência de um dos operários é muito baixa. Se considerarmos que o desenvolvimento desses gêneros é semelhante ao de *Eutermellus* e *Mimeutermes*, e que as diferenças observadas nas mandíbulas estão associadas a uma diferença sexual, o sexo que der origem ao soldado deverá ocorrer em menor frequência.

Essa hipótese é bastante atraente. Resta comprová-la com o estudo das gônadas. Se verdadeira, as pequenas mas facilmente reconhecíveis diferenças morfológicas existentes nas mandíbulas do operário, que possivelmente serão descobertas também em gêneros de outras regiões zoogeográficas, permitirão identificar prontamente o sexo dos soldados e operários das espécies neotropicais e, assim, contribuir para o avanço do conhecimento sobre ontogenia, sob todos os aspectos um dos assuntos mais interessantes do estudo dos insetos sociais.

VII. TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

O conhecimento sobre a anatomia, bem como sobre a fisiologia, do tubo digestivo dos Isoptera foi revisado por Noirot & Noirot-Timothee (1969) e uma sūmula mais ou menos completa da literatura sobre o tubo digestivo apresentada por Gonçalves (1979).

A morfologia dos componentes do tubo digestivo da casta operária dos *Nasutitermitinae* foi tratada com profundidade por Kovoov (1969), em um estudo que abrangeu 6 gêneros neotropicais. Posteriormente Mathews (1977) forneceu informações sobre alguns componentes do canal alimentar de alguns gêneros e Fontes (1981) e Fontes & Terra (1981) estudaram outros 2 gêneros, todos neotropicais.

Sands (1972) foi o primeiro a enfatizar a importância do padrão de enrolamento, ao caracterizar a subfamília *Apicotermatinae*, da família *Termitidae*. Recentemente Johnson (1979) demonstrou a importância do enrolamento para o reconhecimento de alguns gêneros de *Termitidae*, incluindo em seu estudo 3 gêneros da subfamília *Nasutitermitinae*. Para os *Nasutitermitinae* da região Neotropical o enrolamento do tubo digestivo de apenas 2 espécies, de 2 gêneros, foram descritos em detalhe, por Fontes (1981) e Fontes & Terra (1981).

Nas seções V e VI foi constatada e discutida a existência de 2 tipos de operário em 6 dos 8 gêneros estudados nesta dissertação. A morfologia e o enrolamento das partes do intestino, visíveis por transparência em espécimes não dissecados, parecem ser os mesmos nos 2 tipos de operário, de modo que o operário mais freqüente foi escolhido para estudo do tubo digestivo.

O tubo digestivo das espécies relacionadas a seguir, visível por transparência em exemplares não dissecados, parece ser semelhante ao das espécies estudadas: *Angularitermes nasutissimus*, *Atlantitermes ibitiriguara*, *A. raripilus*, *A. oculatissimus*, *A. sp. n.* (amostra nº 8074 do Museu de Zoologia), *Convexitermes manni*, *C. nigricornis junceus*, *Araujotermes parvellus*, *Coatitermes kartaboensis*, *Subulitermes baileyi* e *S. sp. n.* (amostra nº 7602 do Museu de Zoologia). As maiores diferenças são apenas a dobra da parte anterior da pança de *Atlantitermes guarinim* (figs. 196, 200), que não foi encontrada nas outras espécies do gênero, e o cólon de *Subulitermes microsoma*, que em *S. sp. n.* aparece mais anteriormente, na região de junção do mesêntero com o proctodeo, e não como nas figuras 191 e 192.

VII.1. Morfologia dos componentes do tubo digestivo

As variações na forma e volume, resultantes da quantidade de alimento que encerra o órgão, na mesma espécie, serão tratadas no item VII.3.

Mathews (1977) forneceu uma descrição pormenorizada da válvula entérica do operário de *Angularitermes orestes* (p. 234-235, fig. 54) e *Cyranotermes tímuassu* (p. 239, fig. 55), uma descrição muito abreviada de alguns componentes do intestino desses 2 gêneros, e incorretamente registrou a inexistência de um segmento misto em *C. tímuassu*.

Estomodeo ou intestino anterior

O esôfago (E) é um tubo cilíndrico, de pequeno diâmetro; na junção com o papo (P) o esôfago pode estar voltado para o lado esquerdo, o que de maneira mais notável se observa em *Agnathotermes* (fig. 204).

O papo (P) é volumoso e saculiforme; apresenta o máximo desenvolvimento em *Agnathotermes* (figs. 133, 202-205), onde ocupa quase ou toda a largura do abdome em todos os espécimes examinados, e é proporcionalmente menos desenvolvido em *Angularitermes* (figs. 136, 206-213).

Na porção posterior do papo encontra-se a moela (Mo): musculosa, com menor diâmetro e forma de cone truncado. A proporção da moela em relação ao papo é maior em *Angularitermes* e menor em *Agnathotermes*. A moela está provida de uma armadura cuticular interna bem diferenciada; a descrição geral que apresento a seguir se baseia na revisão de Noirot & Noirot-Timothee (1969: 54). O epitélio constitui 48 dobras longitudinais, de 4 tipos (1ª, 2ª, 3ª e 4ª ordens), em alternância regular e que conferem à moela uma simetria de ordem 6. Na parte anterior as 6 dobras de 1ª ordem e as 6 de 2ª ordem apresentam praticamente o mesmo desenvolvimento e esclerotização, mas as dobras de 1ª ordem se prolongam para trás e para o interior da moela sob a forma de um bulbo não esclerotizado, com desenvolvimento consideravelmente maior do que o das dobras de 2ª ordem. As 12 dobras de 3ª ordem são esclerotizadas, menos desenvolvidas e não têm o bulbo posterior. As 24 dobras de 4ª ordem, muito delgadas, não são esclerotizadas.

A forma das dobras de 3ª ordem é semelhante em todas as espécies estudadas nesta dissertação. As dobras de 4ª ordem não foram examinadas, por apenas se visualiza-

rem em cortes histológicos.

A armadura da moela é simplificada em *Agnathotermes*, e comporta dobras de 1.^a, 2.^a e 3.^a ordens bem desenvolvidas nos demais gêneros.

O comprimento (em milímetros), medido em um exemplar montado em lâmina, das dobras de 1.^a ordem é 0,22 em *Angularitermes*, 0,19 em *Cyranotermes*, 0,16 em *Atlantitermes*, 0,14 em *Convexitermes*, 0,12 em *Subulitermes*, 0,11 em *Araujotermes*, 0,10 em *Coatitermes* e 0,08 em *Agnathotermes*. Representa cerca de 1/17 do comprimento do abdome em *Angularitermes*, 1/18 em *Atlantitermes* e *Subulitermes*, 1/19 em *Convexitermes*, 1/20 em *Coatitermes*, 1/21 em *Araujotermes*, 1/22 em *Cyranotermes*, e 1/25 em *Agnathotermes*.

A moela de *Angularitermes* é a mais esclerotizada. O bulbo posterior das dobras de 1.^a ordem (fig. 106) corresponde a mais da metade do comprimento da dobra e sua margem posterior é trilobada (esta característica, entretanto, só é perceptível em vista transversal, fig. 107). Na parte anterior das dobras de 1.^a, 2.^a e 3.^a ordens encontram-se espinhos muito reduzidos, visíveis apenas com grande aumento.

A moela de *Atlantitermes* é menos esclerotizada. O bulbo posterior das dobras de 1.^a ordem representa cerca da metade do comprimento da dobra.

Subulitermes, *Convexitermes*, *Araujotermes* e *Cyranotermes* apresentam moela menos esclerotizada do que *Atlantitermes*, e apenas um pouco mais esclerotizada do que *Coatitermes*. Em *Cyranotermes* o bulbo posterior das dobras de 1.^a ordem é tão desenvolvido quanto em *Angularitermes*; nos demais gêneros o bulbo corresponde a cerca da metade do comprimento da dobra, como em *Atlantitermes*.

Em *Agnathotermes* a moela é incompleta e muito pouco esclerotizada. No seu interior vêem-se apenas 6 espessamentos longitudinais intercalados entre 6 espessamentos menos desenvolvidos, que devem corresponder às dobras de 1.^a e 2.^a ordens, respectivamente.

O estomodeo termina em uma válvula estomodeal (VE), invaginada na porção inicial do mesêntero (M) e, portanto, não visível externamente. A válvula é curta e anular em *Agnathotermes* (fig. 133), curta mas não anular em *Cyranotermes* (fig. 140) de comprimento médio em *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Angularitermes* (figs. 108, 113, 118, 136) e longa em *Convexitermes* e *Atlantitermes* (figs. 122, 126).

Mesêntero ou intestino médio

O mesêntero (M) é um tubo cilíndrico, desprovido de cecos e com forma de arco.

Junção do mesêntero com o proctodeo

A junção do mesêntero com o proctodeo é mais ou menos circular em *Convexitermes* (fig. 122), e em forma de bisel curto, com o mesêntero na face externa, em *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes*, *Atlantitermes* e *Agnathotermes* (figs. 108, 113, 118, 126, 133).

Angularitermes e *Cyranotermes* possuem um segmento misto que representa cerca de 1/10 do comprimento do mesêntero e cuja maior superfície é constituída por tecido mesentérico, bastante largo na extremidade posterior. Em *Angularitermes* (figs. 136, 150) a banda de tecido proctodeal se alarga gradualmente para trás, enquanto em *Cyranotermes* (figs. 140, 151) ela se estende como uma lingueta estreita, de lados paralelos e comprimento igual a aproximadamente o dobro da sua largura, e então se alarga repentinamente para trás.

Tubos de Malpighi (figs. 144-151)

O número de tubos de Malpighi (T) dos Termitidae é quatro (Noirot & Noirot-Timothée, 1969: 58, 64-65). Nos Nasutitermitinae estudados os tubos estão reunidos em pares e se inserem ou no limite do mesêntero com o proctodeo ou diretamente no mesêntero próximo da região limítrofe, mas sempre na face interna do arco mesentérico. Na face oposta à de inserção, os tubos de Malpighi formam um enovelado, que se situa no terço final do mesêntero (incluindo o prolongamento mesentérico do segmento misto), bem como nos lados da região de inserção, no gênero *Angularitermes*, e na porção inicial do primeiro segmento proctodeal (P1) nos demais gêneros.

Podem ser reconhecidos 3 padrões de inserção, em relação ao plano de simetria do arco mesentérico:

1. Pares afastados do plano de simetria do mesêntero (*Angularitermes* e *Agnathotermes*)

Em *Angularitermes* (fig. 150) os tubos de cada par estão afastados e se inserem no mesêntero, nas proximidades da sua junção com o proctodeo. Cada tubo é dilatado ao longo de seu percurso sobre o mesêntero. O mesêntero é suavemente côncavo entre os pares e não é dilatado nos locais de inserção.

Em *Agnathotermes* (fig. 149) os tubos de cada par estão muito próximos e se inserem no limite entre o mesêntero e o proctodeo. Os tubos não são dilatados na base. O mesêntero é muito suavemente côncavo entre os pares e não é dilatado nos locais de inserção.

2. Pares próximos do plano de simetria do mesêntero (*Cyranotermes*, *Atlantitermes*, *Coatitermes*, *Araujotermes* e *Subulitermes*)

Os gêneros deste grupo apresentam os tubos de cada par muito próximos.

Em *Cyranotermes* (fig. 151) os tubos se inserem na junção do mesêntero com o proctodeo, no limite anterior do segmento misto. Cada tubo é dilatado na base e adelgado no ponto de inserção. O mesêntero não é dilatado nos locais de inserção.

Nos outros gêneros os tubos se inserem nos lados de uma dilatação mesentérica (figs. 144-147). Cada tubo é dilatado na base (mais fracamente em *Araujotermes*) e adelgado no ponto de inserção. O mesêntero é mais dilatado e prolongado para trás em *Coatitermes* e *Atlantitermes* (figs. 144-145), e pouco dilatado e não prolongado para trás em *Araujotermes* e *Subulitermes* (figs. 146-147).

3. Pares confluentes no plano de simetria do mesêntero (*Convexitermes*)

Convexitermes (fig. 148) apresenta a parte basal dos tubos de cada par fundidos em uma ampola volumosa, que se insere largamente em uma fraca dilatação do mesêntero.

Proctodeo ou intestino posterior

O primeiro segmento proctodeal (P1) é tubular. Esse segmento, apenas um pouco alargado perto do mesêntero, não apresenta qualquer dilatação notável e é consideravelmente longo em todos os gêneros estudados.

O segundo segmento do intestino posterior dos Isoptera constitui a válvula entérica (P2) (Grassé & Noirot, 1954: 360; Noirot & Noirot-Timothée, 1969: 59), estrutura muscular pouco ou profundamente invaginada na pança (P3) e que, nos Termitidae, está dotada de uma armadura cuticular interna.

A válvula entérica de *Atlantitermes*, *Cyranotermes* e *Subulitermes* (figs. 152-154) tem aproximadamente a mesma largura ao longo de todo o seu comprimento, enquanto nos demais gêneros ela se estreita gradualmente para trás. A válvula penetra mais profundamente na pança em *Subulitermes* (fig. 154), onde inclusive boa parte da arma-

dura também está invaginada. Nos outros gêneros a armadura não penetra na pança; a válvula está bem invaginada em *Convexitermes* (fig. 155), um pouco menos em *Angularitermes* (fig. 156), e pouco invaginada em *Atlantitermes*, *Cyranotermes*, *Agnathotermes*, *Coatitermes* e *Araujotermes* (figs. 152, 153, 157-159).

A armadura dos gêneros estudados consiste em 3 espessamentos longitudinais maiores (1.^a ordem), intercalados entre 3 menores (2.^a ordem), ambos dotados de espinhos e mais proeminentes em direção à extremidade posterior, onde obstruem em parte o lume do intestino. Podem se reunir as armaduras em 3 grupos, de acordo com o desenvolvimento de seus espinhos (o grau de esclerotização pode ser visualizado, comparativamente, por intermédio do sombreamento das figuras):

1. Armadura com espinhos pequenos (*Convexitermes*, *Araujotermes* e *Subulitermes*)

Nestes gêneros a armadura da válvula entérica é aparentemente membranosa, com espinhos bem espaçados entre si e igualmente pequenos nos espessamentos de 1.^a e 2.^a ordem. Os espinhos estão presentes em maior número e extensão em *Convexitermes* (fig. 161), em número e extensão menores em *Araujotermes* (fig. 162), e resumem-se a umas poucas unidades situadas distalmente em *Subulitermes* (fig. 163).

2. Armadura com espinhos grandes e pequenos (*Coatitermes*, *Atlantitermes*, *Agnathotermes* e *Cyranotermes*)

Os espinhos distais são grandes, próximos entre si, esclerotizados, e mais robustos e numerosos nos espessamentos de 1.^a ordem. Os espinhos proximais são pequenos, espaçados, e igualmente desenvolvidos nos espessamentos de 1.^a e 2.^a ordem, embora estejam presentes em menor número nestes últimos.

O número e a disposição dos espinhos distais é diferente nos vários gêneros. Em *Coatitermes* (fig. 164) há 8-10 espinhos nos espessamentos de 1.^a ordem e 5-7 nos de 2.^a ordem; os espinhos são menos desenvolvidos do que nos outros gêneros e não estão distribuídos de maneira ordenada. Em *Atlantitermes* (fig. 165) há 9-12 espinhos nos espessamentos de 1.^a ordem e 5-6 nos de 2.^a ordem; os espinhos dos espessamentos de 1.^a ordem são um pouco mais desenvolvidos e estão alinhados de maneira mais ou menos retilínea. Em *Angularitermes* (fig. 166) há 6-9 espinhos nos espessamentos de 1.^a ordem e 3-5 nos de 2.^a ordem; os espinhos dos espessamentos de 1.^a ordem são maiores e estão ordenados em linha reta, e os espinhos dos espessamentos de 2.^a ordem também parecem guardar um certo alinhamento. *Cyranotermes* (fig. 167) apresenta cerca de 30 espinhos

nos espessamentos de 1.^a ordem e mais de 20 nos de 2.^a ordem, dispostos de maneira radial; os espinhos medianos são mais desenvolvidos do que os laterais.

Os espinhos proximais são menos numerosos em *Coatitermes* (fig. 164), e mais numerosos, maiores e mais próximos entre si em *Cyranotermes* (fig. 169).

3. Armadura com espinhos grandes (*Agnathotermes*)

Em *Agnathotermes* (figs. 168-169) os espinhos são grandes, numerosos, próximos entre si e esclerotizados; estão presentes em maior número nos espessamentos de 1.^a ordem. Os espinhos distais são um pouco mais compridos. Também podem existir uns poucos espinhos pequenos, geralmente mais abundantes nos espessamentos de 2.^a ordem.

A pança (P3) divide-se em 2 partes: uma dilatação volumosa anterior (P3a), com a forma aproximada de um "J", e uma parte posterior (P3p), mais tubular e separada da parte anterior por uma constricção.

A parte anterior da pança é menos volumosa do que a parte posterior em *Angularitermes* (figs. 137-138), um pouco mais volumosa do que a parte posterior em *Cyranotermes* (figs. 141-142), e consideravelmente mais volumosa do que a parte posterior nos demais gêneros. A forma de "J" é menos acentuada em *Angularitermes* (fig. 137), mascarada em *Subulitermes* (fig. 119), e evidente nos demais gêneros. A região onde se insere a válvula entérica está separada do restante do órgão por uma constricção forte e de grande diâmetro em *Agnathotermes* e *Cyranotermes* (figs. 134, 141), por uma constricção mais fraca e parcial em *Coatitermes*, *Atlantitermes* e *Angularitermes* (figs. 114, 127, 137, 139), e não está separada nos demais gêneros. A parte anterior da pança de *Atlantitermes* (apenas na espécie estudada; figs. 127, 129, 132, 196, 200) apresenta uma dobra transversal característica na região mediana, e a de *Araujotermes* (fig. 109) 2 lobos bem desenvolvidos junto da válvula entérica.

A parte posterior da pança é bastante volumosa em *Angularitermes* (figs. 137, 138) e *Cyranotermes* (fig. 142). Nos demais gêneros a parte posterior é mais tubular, e é relativamente mais longa em *Coatitermes* (figs. 114, 115, 178). A parte posterior da pança estreita-se gradualmente, para dar continuidade ao cólon (C). O limite entre a pança e cólon é muito nítido em *Angularitermes* (figs. 137, 206), menos marcado em *Agnathotermes* (figs. 134, 202), *Atlantitermes* (figs. 128, 194), *Cyranotermes* (figs. 142, 214), *Coatitermes* (figs. 115, 178) e *Subulitermes* (figs. 119, 190), e praticamente imperceptível em *Convexitermes* (figs. 124, 182) e *Araujotermes* (figs.

110, 170).

O cólon (C) é longo, tubular e delgado em *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes*, *Convexitermes*, *Atlantitermes* e *Agnathotermes* (figs. 110, 115, 119, 124, 128, 134), longo e dilatado no meio em *Cyranotermes* (fig. 142), e mais curto e volumoso nos 2/3 iniciais em *Angularitermes* (fig. 137).

O reto (R) em todos os gêneros é uma ampola dilatada, e seu volume e formato variam grandemente com a repleção do órgão.

VII.2. Enrolamento

O intestino enrolado forma um conjunto largo e curto em *Angularitermes* (figs. 206-213) e estreito e longo nos demais gêneros.

O primeiro e o segundo segmentos torácicos do operário não são especialmente alargados e delimitam uma cavidade estreita. O terceiro segmento torácico aumenta para trás consideravelmente em altura (o seu tergito situa-se em posição vertical, ou quase) e em largura, e é contínuo com o abdome, de maneira a constituir uma pequena parcela da ampla cavidade que aloja o tubo digestivo.

O esôfago (E) atravessa retilinearmente os dois primeiros segmentos torácicos e se une ao papo (P) na linha longitudinal mediana ou na metade esquerda da região delimitada pelo terceiro segmento torácico e primeiro segmento abdominal. Em *Angularitermes* (fig. 208) o papo está deslocado para o lado esquerdo e não é visível no dorso e no lado direito; por ser mais volumoso, nos outros gêneros o papo está situado na região mediana, é visível no lado direito e é apenas parcialmente encoberto pela pança no dorso. No lado esquerdo sucede ao papo, a moela (Mo).

O mesêntero (M) se estende, em sua maior parte, na porção mediana do abdome. Inicia-se no lado esquerdo, circunda a parte dorsal da pança (P3p) sob a forma de um arco com concavidade voltada para a região de inserção das pernas posteriores, e sua junção com o primeiro segmento proctodeal (P1) é visível anteriormente, na região ventro-lateral da metade direita do abdome em *Angularitermes* (figs. 207, 208), e lateral nos demais gêneros.

O proctodeo preenche a maior parte do abdome. Em *Angularitermes* (figs. 206-209), o primeiro segmento proctodeal (P1) estende-se ventralmente em direção à região posterior esquerda e termina no dorso do abdome; nos demais gêneros o primeiro segmento proctodeal estende-se primeiro para frente, então para trás rumo ao lado esquerdo, mas não alcança o dorso do abdome. A válvula entérica (P2) está situada na metade esquerda do abdome, em posição (fig. 8) ventral a ventro-lateral em *Convexitermes*, *Cyranotermes*, *Coatitermes* e *Subulitermes*, ventro-lateral a lateral em *Atlantitermes* e *Araujotermes*, lateral a dorso-lateral em *Agnathotermes*, e dorsal em *Angularitermes*. A válvula é perpendicular ao eixo longitudinal do corpo em *Angularitermes*, mais ou menos paralela a ele nos outros gêneros; encontra-se entre o 4º e o 5º segmentos do abdome em *Convexitermes*, no 5º em *Cyranotermes*, entre o 5º e o 6º em

Coatitermes, no 6º em *Agnathotermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes* e *Subulitermes*, e no 7º em *Angularitermes*. A pança (P3) é o segmento mais volumoso do tubo digestivo. A parte anterior (P3a) localiza-se ao longo do abdome; é bem visível na face ventral e, em *Angularitermes*, dependendo da repleção dos vários componentes do intestino, pode não ser visível em vista dorsal (fig. 206). A parte posterior da pança (P3p) ocupa o meio da vista dorsal; conecta-se com a parte anterior dentro da concavidade mesentérica, prolonga-se para a direita e então descreve um arco com concavidade voltada aproximadamente para a região posterior; em vista ventral, é bem visível em *Angularitermes* (fig. 208) e não é visível em *Agnathotermes* (fig. 204). A porção proximal do cólon (C) é visível no dorso entre o mesêntero e a parte dorsal da pança; o cólon acompanha a face interna do arco mesentérico, dobra-se para baixo na metade direita do abdome e estende-se para trás aplicado contra a face dorsal da parte anterior da pança. Em vista ventral, o cólon é visível ao longo de todo o seu percurso em *Angularitermes* (fig. 208), desaparece medianamente em *Coatitermes*, *Atlantitermes*, *Agnathotermes*, *Cyranotermes* (figs. 180, 196, 204, 216) e, em maior extensão, em *Convexitermes* e *Subulitermes* (figs. 184, 192) e, nos espécimes com a pança distendida, só é visível posteriormente em *Araujotermes* (fig. 172). Em vista lateral direita, o cólon aparece sob o mesêntero, atrás da junção entre o mesêntero e o proctodeo em *Araujotermes* e *Subulitermes* (figs. 171, 191), e aproximadamente na junção do mesêntero com o proctodeo nos demais gêneros. A parte dilatada do cólon de *Cyranotermes* é visível no lado direito e no ventre (figs. 215, 216), entre o mesêntero e a pança. Na extremidade posterior do abdome encontra-se o reto (R), limitado anteriormente pela pança.

VII.3. Variações no volume, forma e enrolamento dos componentes do tubo digestivo

A observação de vários exemplares da mesma espécie revelou operários com repleção e até enrolamento das partes do intestino que diferem um pouco dos mais encontrados na amostra. Nos gêneros *Convexitermes*, *Araujotermes*, *Atlantitermes* e *Angularitermes* as variações são razoáveis, de maneira que os espécimes mais interessantes foram desenhados.

Agnathotermes não apresentou variações relevantes, provavelmente devido aos poucos operários examinados.

Em *Cyranotermes* (figs. 214-217) o papo (P) apresenta com frequência volume maior do que nas figuras, bem como a região mediana do cólon (C), que se torna bem mais visível.

O papo de *Coatitermes* e *Subulitermes*, relativamente pequeno nas figuras 178-181 e 190-193, é geralmente tão volumoso quanto o de *Convexitermes* (figs. 182-185). A parte posterior da pança (P3p) de *Subulitermes* (fig. 192) pode ser menos volumosa.

Em *Convexitermes* (figs. 186-189) o primeiro segmento proctodeal (P1), menos repleto, tem aspecto diferente do característico, e o papo muito volumoso deslocou para o lado esquerdo a parte posterior da pança.

Em *Araujotermes* (figs. 174-177) o papo apresenta formato diferente do característico, e a parte anterior da pança (P3a), muito contraída, permite enxergar uma maior extensão do cólon em vista ventral.

Em *Atlantitermes* (figs. 198-201) o papo e o primeiro segmento proctodeal apresentam formato diferente do característico, o cólon muito volumoso é mais visível nas vistas ventral e laterais, e a parte posterior da pança, mais volumosa, ocupa maior superfície da vista dorsal e se localiza mais dorsalmente, ocultando a maior parte do mesêntero. O realce da dobra transversal mediana da parte anterior da pança varia com a repleção do órgão (figs. 129-132, 196, 200).

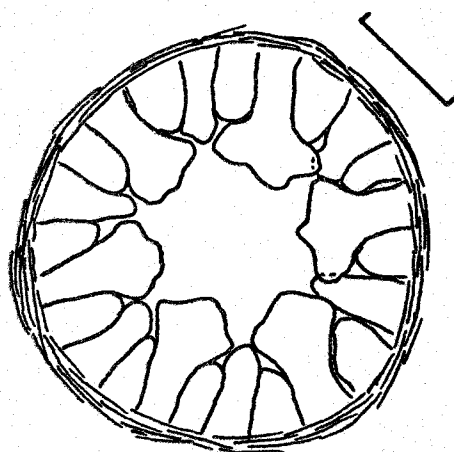
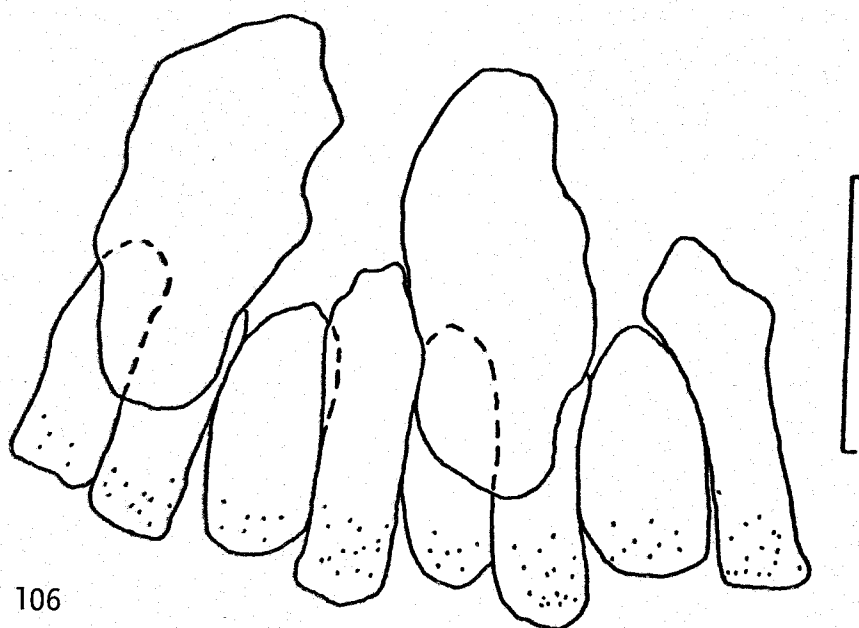
Em *Angularitermes* (figs. 210-213) o papo muito cheio é volumoso atrás e estreitado bruscamente na junção com a moela; a pança e o primeiro segmento proctodeal ocultam maior parte do mesêntero mais vazio, e, em consequência da menor repleção do mesêntero e da maior distensão da parte anterior da pança, a região da válvula entérica é mais visível no dorso e no lado esquerdo.

TABELA 4 – Principais características do tubo digestivo dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical

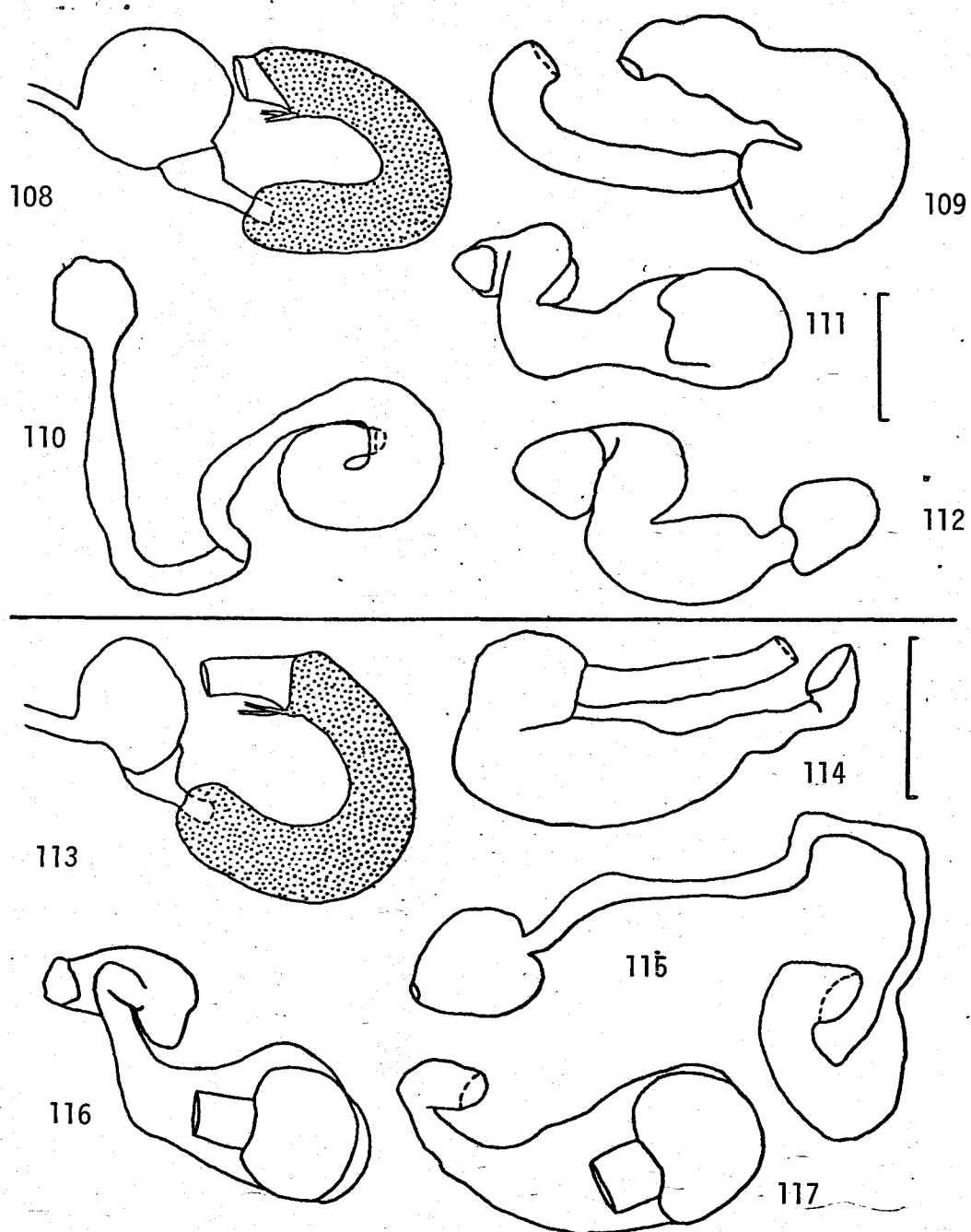
	Intestino enrolado	Armadura da moela	Junção do mesên- tero com o proctodeo	Distância entre os pares de tubos de Malpighi	Inserção dos tubos de Malpighi	Primeiro segmento proctodeal
<i>Convexitermes</i>			circular			
<i>Atlantitermes</i>						
<i>Araujotermes</i>		completa e pouco estreito e longo	bisel curto	pequena	dilatação mesên- terica	
<i>Coatitermes</i>						
<i>Subulitermes</i>						tubular
<i>Agnathotermes</i>		incompleta e pouco esclerotizada			limite entre mesên- tero e proctodeo	
<i>Angularitermes</i>	largo e curto	completa e bem esclerotizada	segmento misto	grande	mesêntero	
<i>Cyranotermes</i>	estreito e longo	completa e pouco esclerotizada		pequena	limite entre mesên- tero e proctodeo	

TABELA 4 - Principais características do tubo digestivo dos gêneros nasutos geófagos da região Neotropical - continuação

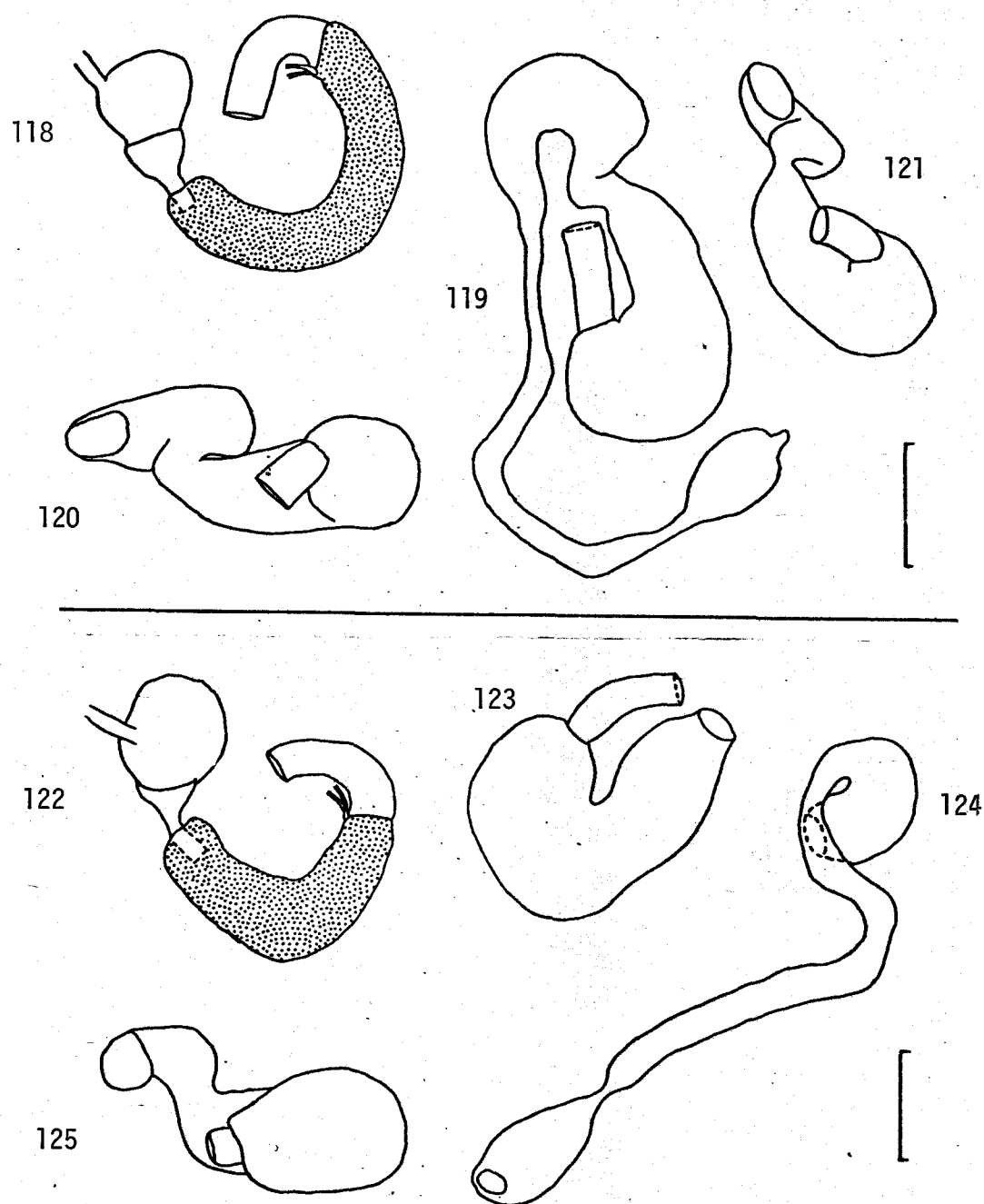
	Espinhos da armadura da válvula entérica	Formato da parte anterior da pança	Constricção anterior na parte anterior da pança	Lobos na parte anterior da pança, junto da válvula entérica	Volume da parte posterior da pança	Côlon
<i>Convexitermes</i>	pequenos		ausente	ausentes		
<i>Atlantitermes</i>	pequenos e grandes	"J"	fraca		menor do que o da parte anterior	
<i>Araujotermes</i>	pequenos		ausente	dois		longo e tubular
<i>Coatitermes</i>	pequenos e grandes		fraca			
<i>Subulitermes</i>	pequenos	"J" mascarado	ausente			
<i>Agnathotermes</i>	grandes	"J"	forte	ausentes		
<i>Angularitermes</i>	pequenos e grandes	"J" pouco acentuado	fraca		maior do que o da parte anterior	mais curto, 2/3 iniciais dilatado
<i>Cyranotermes</i>		"J"	forte		menor do que o da parte anterior	longo, dilatado no meio



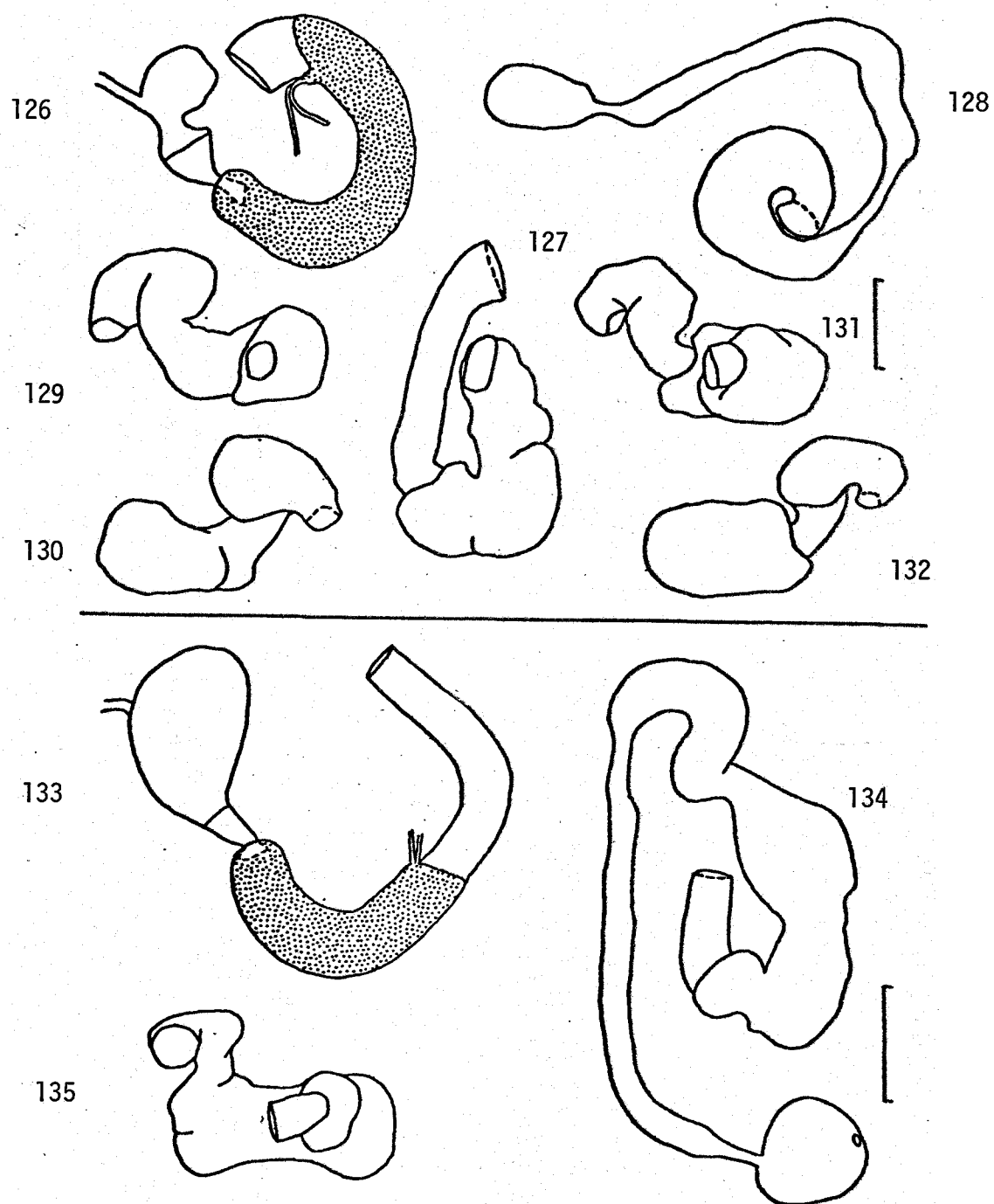
Moela. *Angularitermes orestes*, armadura (parte), 106; vista transversal anterior, 107. Escalas 0,10mm.



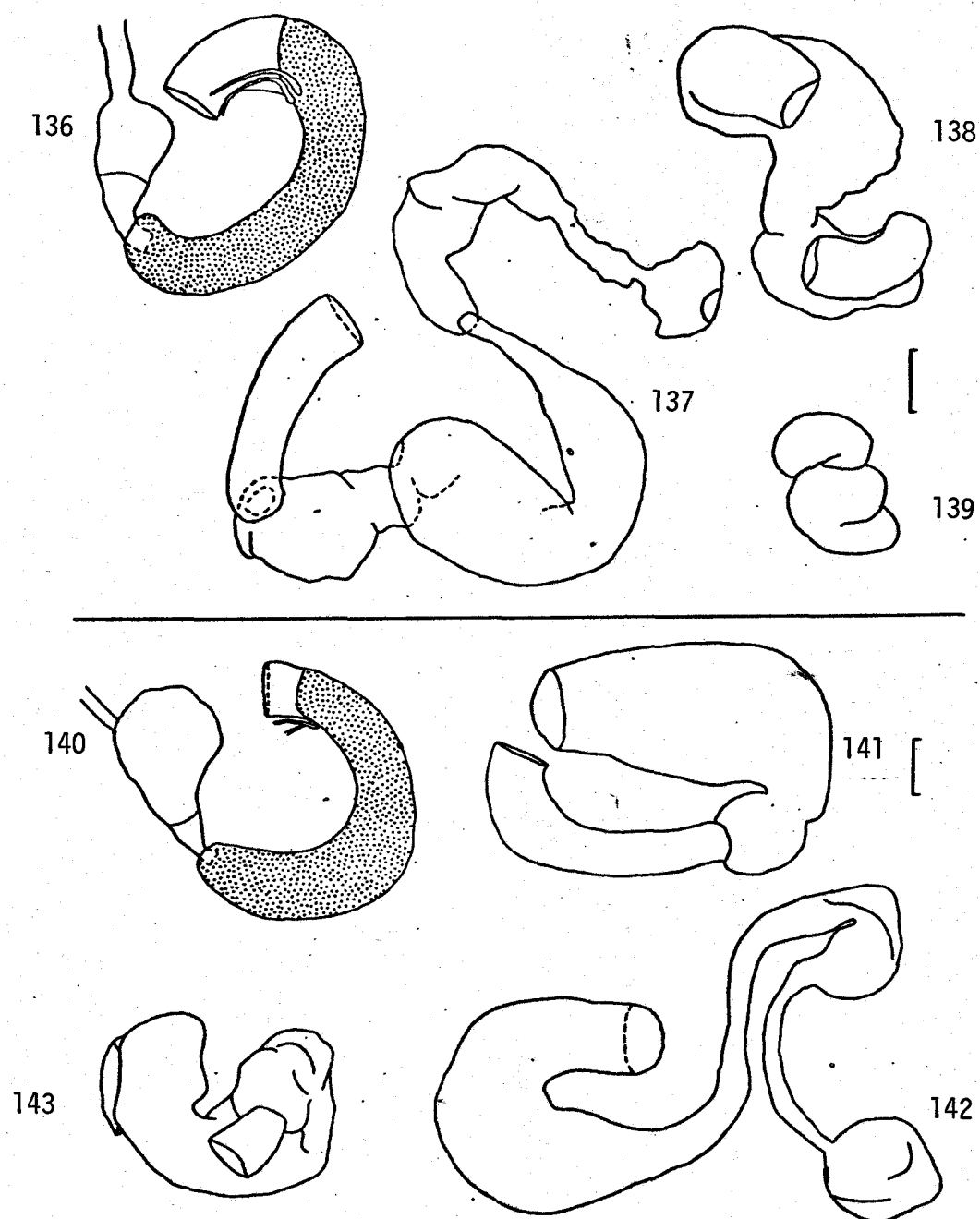
Operário, componentes do tubo digestivo. *Araujotermes caissara*, 108-110; detalhes da pança, vista lateral, 111-112. *Coatitermes clevelandi*, 113-115; detalhes da pança, vista lateral, 116-117. Escalas 0,50mm.



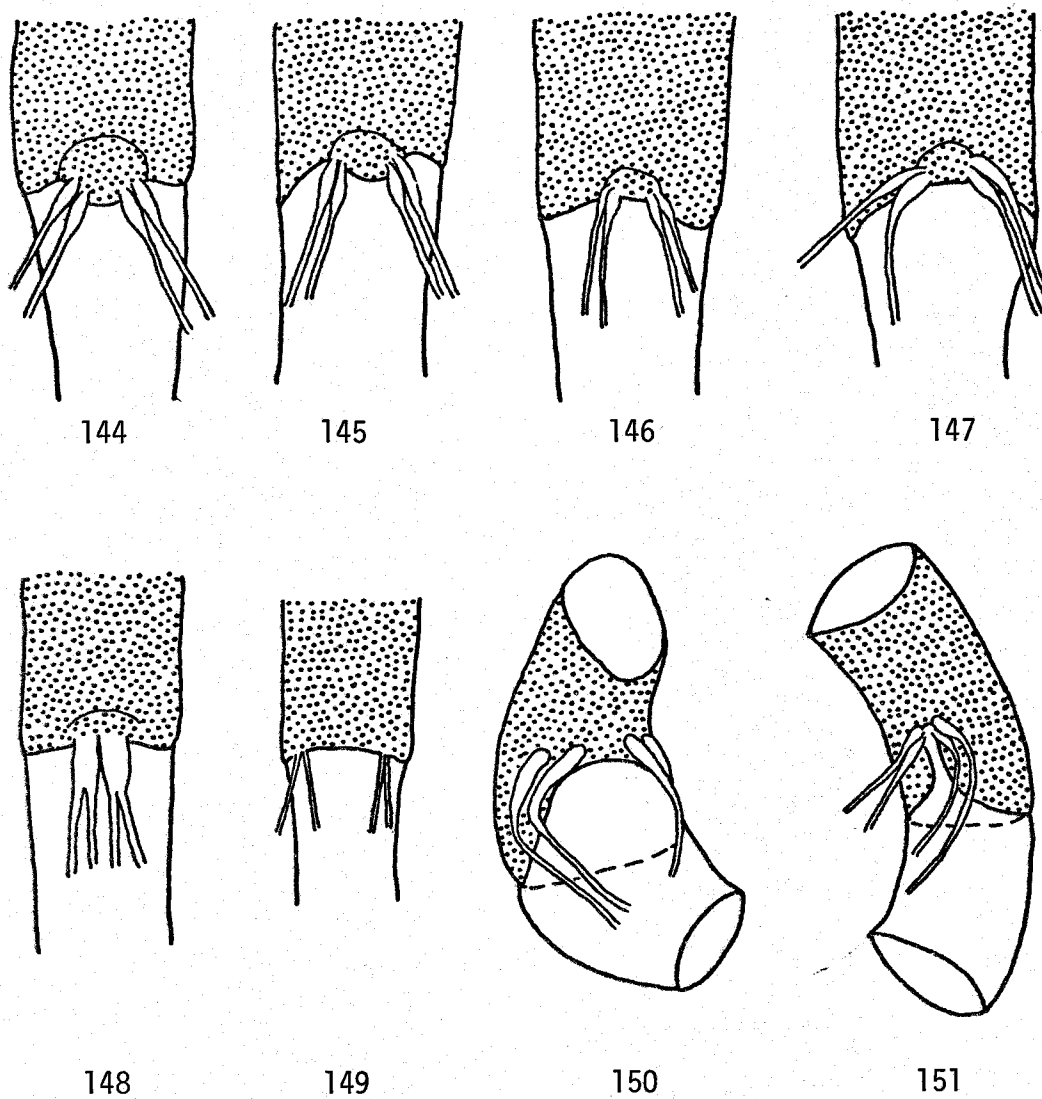
Operário, componentes do tubo digestivo. *Subulitermes microsoma*, 118-119; detalhes da pança, vista lateral, 120, vista ventro-lateral (outro espécime), 121. *Convexitermes* sp, 122-124; detalhe da pança, vista lateral, 125. Escala 0,50mm.



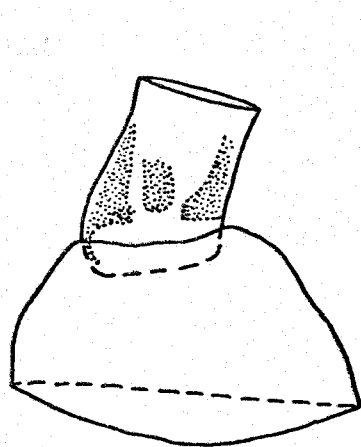
Operários, componentes do tubo digestivo. *Atlantitermes guarinim*, 126-128; detalhes da pança, vista lateral, 129-130, 131-132. *Agnathotermes glaber*, 133-134; detalhe da pança, vista lateral, 135. Escalas 0,50mm.



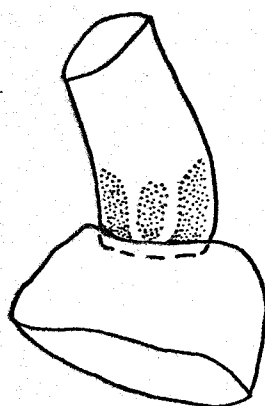
Operário, componentes do tubo digestivo. *Angularitermes orestes*, 136-137; detalhe da pança, vista lateral, 138, e da inserção da válvula entérica, 139. *Cyranotermes timuassu*, 140-142; detalhe da pança, vista lateral, 143. Escalas 0,50mm.



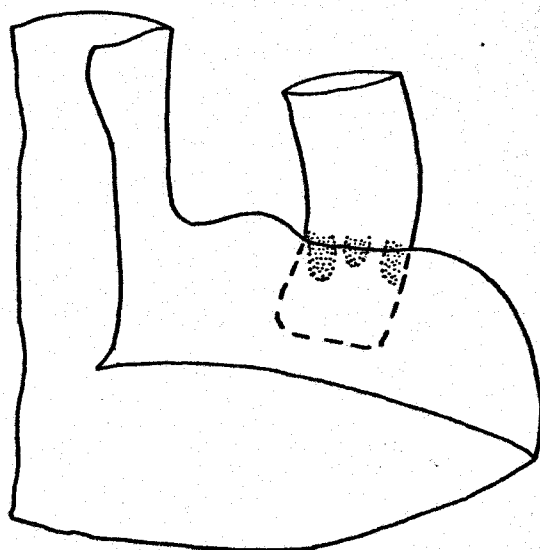
Operário, inserção dos tubos de Malpighi. *Coatitermes clevelandi*, 144; *Atlantitermes guarinim*, 145; *Araujotermes caissara*, 146; *Subulitermes microsoma*, 147; *Convexitermes* sp, 148; *Agnathotermes glaber*, 149; *Angularitermes orestes*, 150; *Cyranotermes timuassu*, 151.



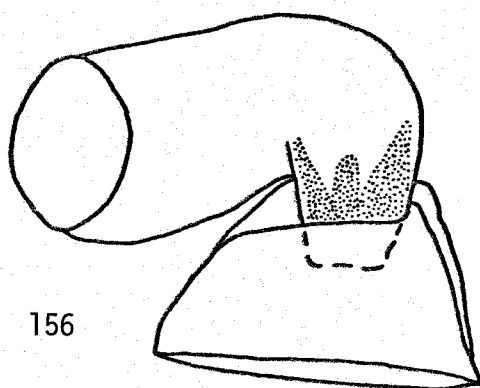
152



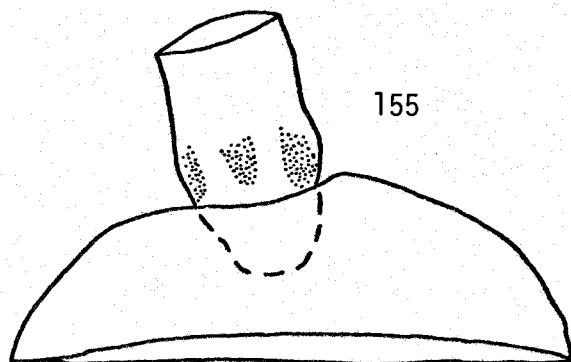
153



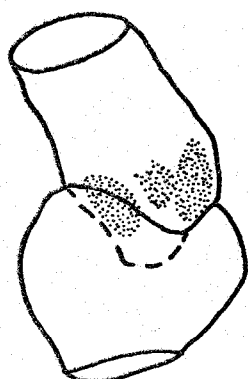
154



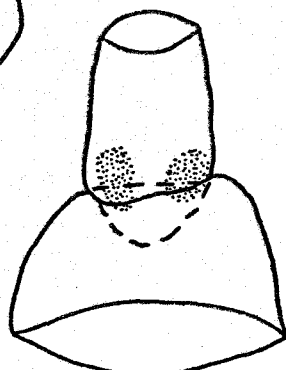
156



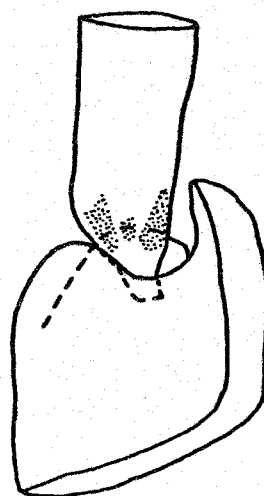
155



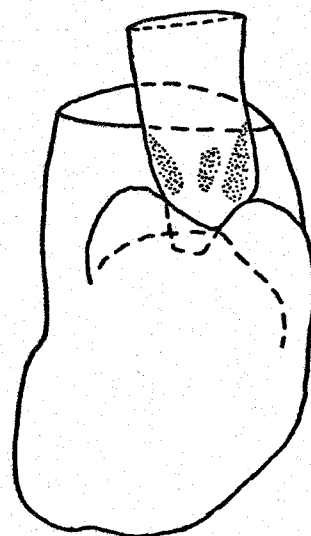
157



158

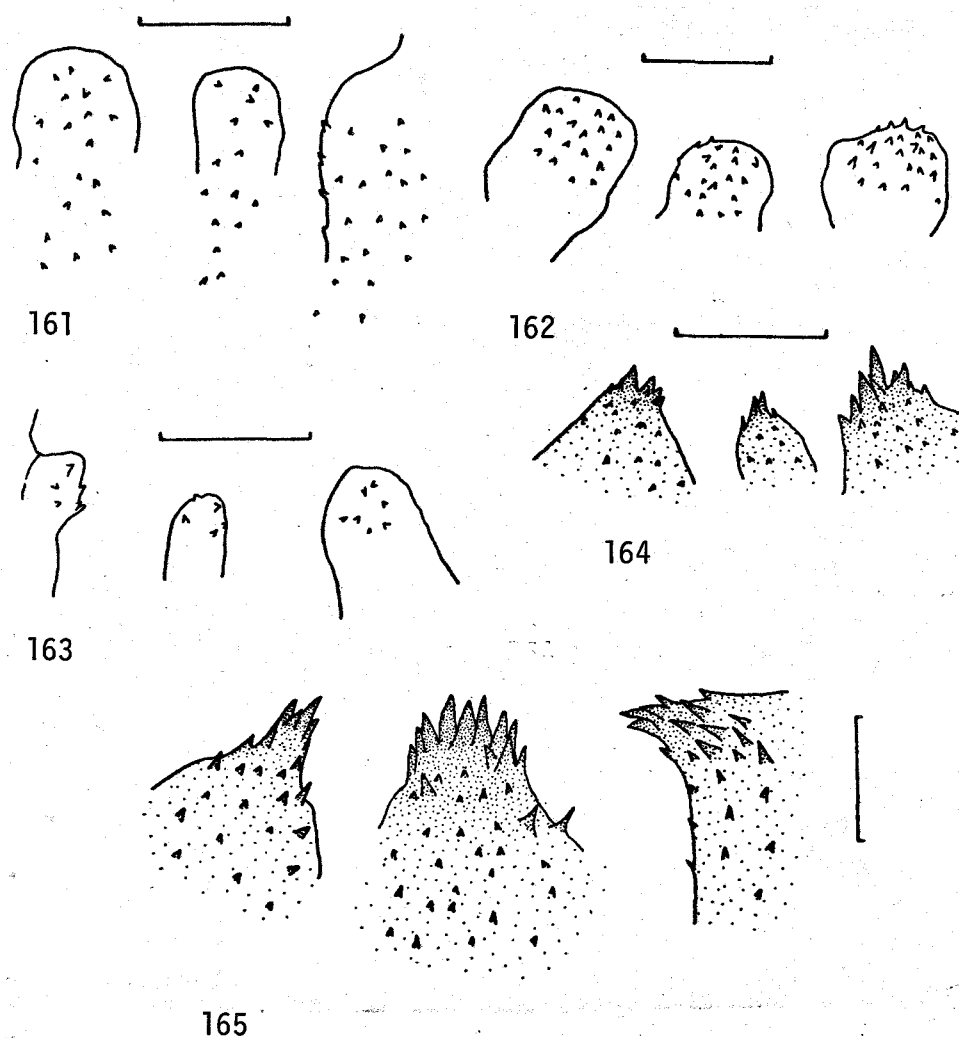


159

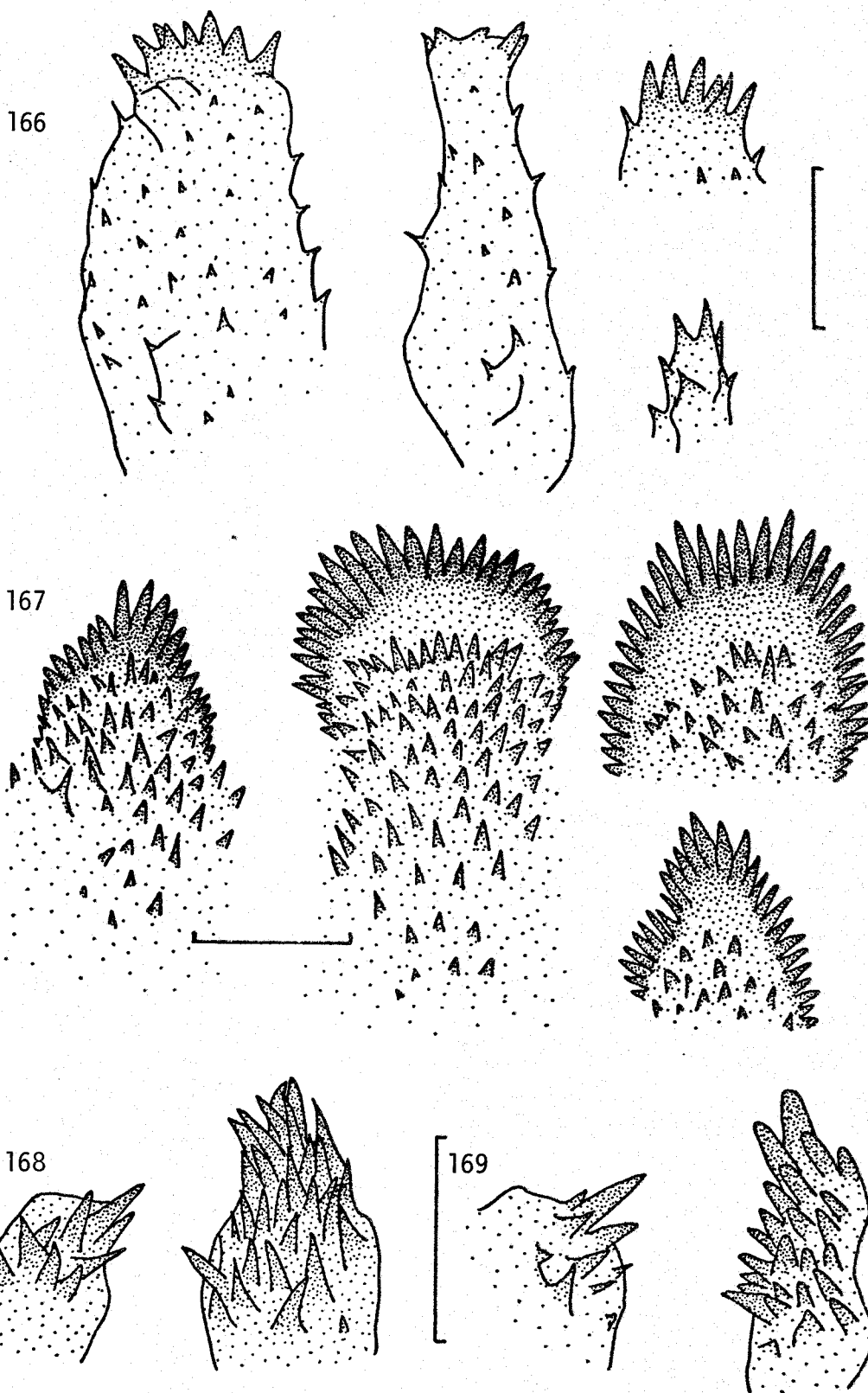


160

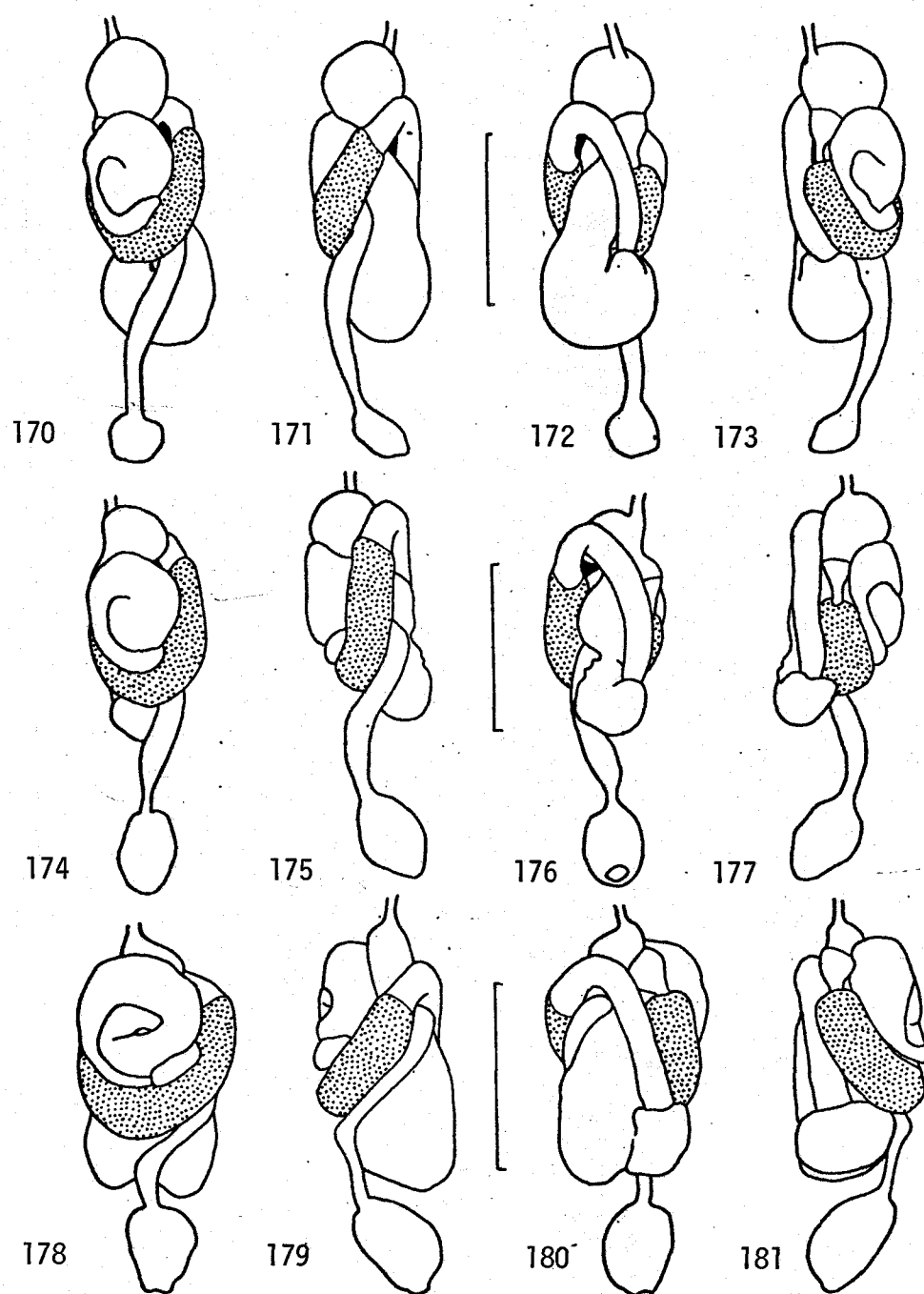
Operário, válvula entérica. *Atlantitermes guarinim*, 152; *Cyranotermes timuassu*, 153; *Subulitermes microsoma*, 154; *Convexitermes sp*, 155; *Angularitermes orestes*, 156; *Ag-nathotermes glaber*, 157; *Coatitermes clevelandi*, 158; *Araujotermes caissara*, 159-160.



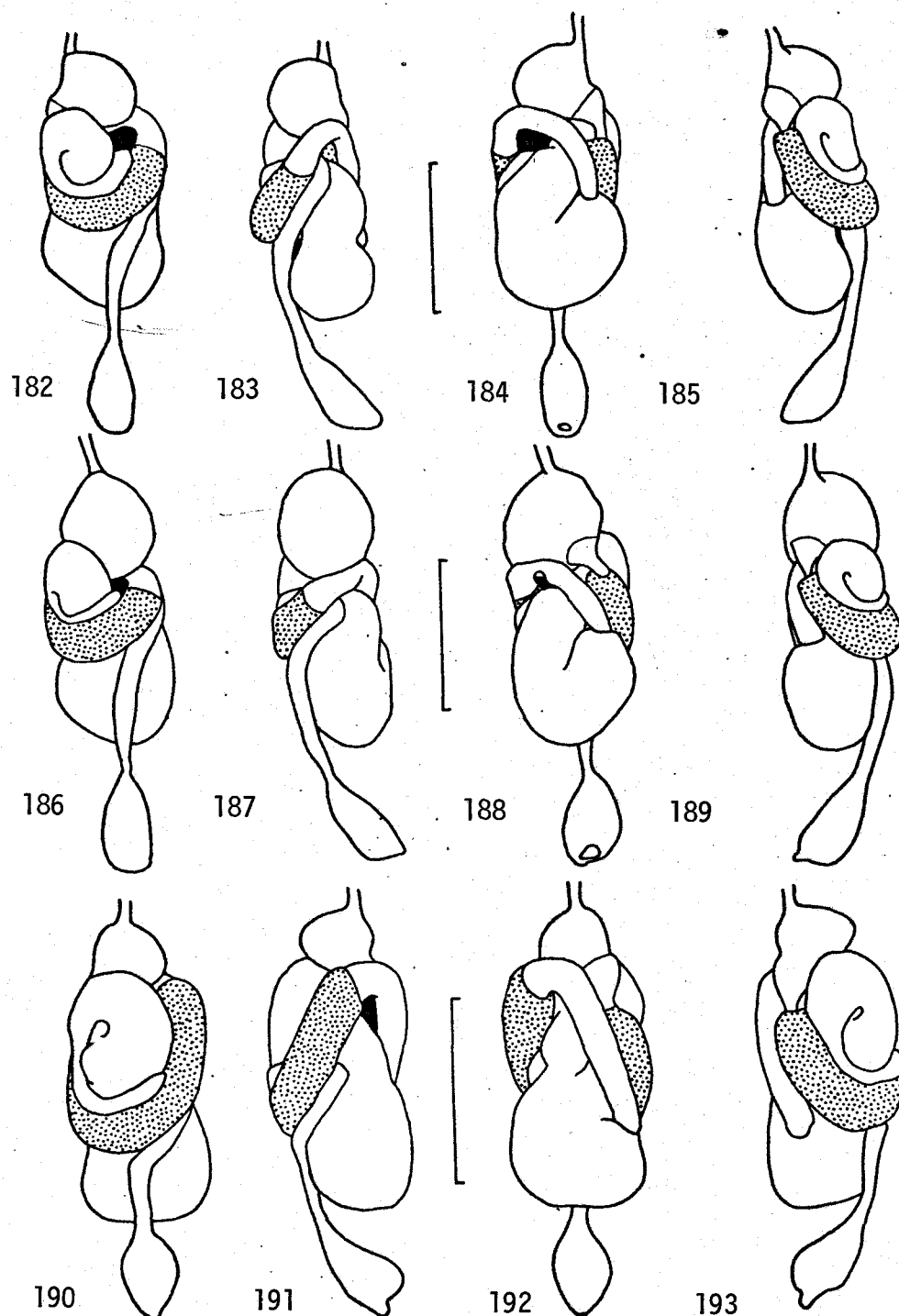
Operário, armadura da válvula entérica. *Convexitermes* sp, 161; *Araujotermes caissara*, 162; *Subulitermes microsoma*, 163; *Coatitermes clevelandi*, 164; *Atlantitermes guarinim*, 165. Escalas 0,05mm.



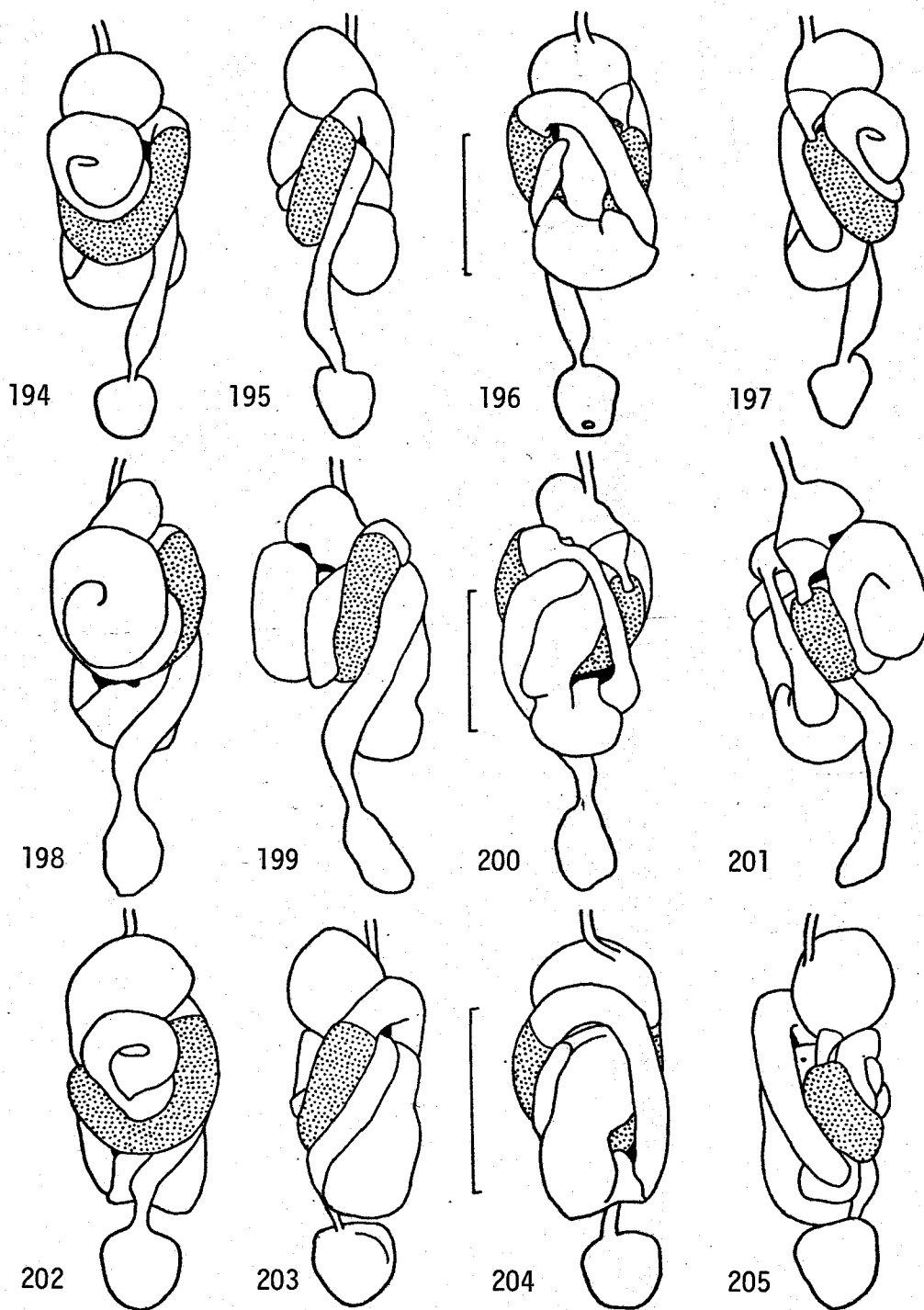
Operário, armadura da válvula entérica. *Angularitermes orestes*, 166; *Cyranotermes timuassu*, 167; *Agnathotermes glaber*, 168-169. Escalas 0,05mm.



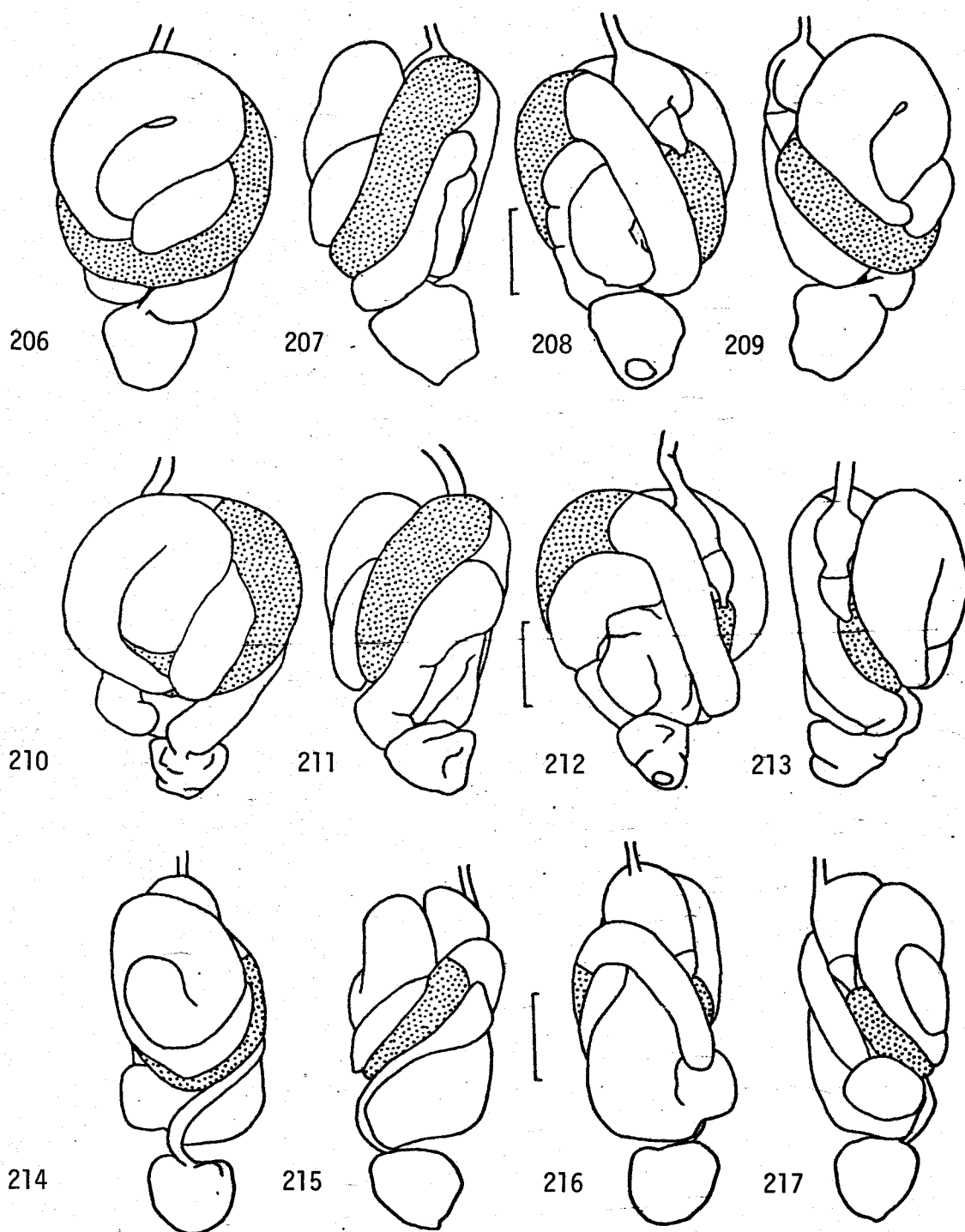
Operário, enrolamento do tubo digestivo. *Araujotermes caissara*, 170-173, 174-177; *Coatitermes clevelandi*, 178-179. Respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas 1,0mm.



Operário, enrolamento do tubo digestivo. *Convexitermes* sp, 182-185, 186-189; *Subulitermes microsoma*, 190-193. Respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas 1,0mm.



Operário, enrolamento do tubo digestivo. *Atlantitermes guarinim*, 194-197, 198-201; *Agnathotermes glaber*, 202-205. Respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas 1,0mm.



Operário, enrolamento do tubo digestivo. *Angularitermes orestes*, 206-209, 210-213; *Cyranotermes timuassu*, 214-217. Respectivamente vistas dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda. Escalas 1,0mm.

VIII. DISCUSSÃO DO TUBO DIGESTIVO DO OPERÁRIO

VIII.1. Morfologia dos componentes do tubo digestivo

Em seu estudo sobre o tubo digestivo do operário da subfamília *Nasutitermitinae*, Kovoov (1969) reuniu os gêneros em 3 grupos, de acordo com o conjunto de caracteres apresentados pela moela, junção entre o mesêntero e o proctodeo, e válvula entérica:

1º Grupo *Syntermes*. Neste grupo, exclusivo da região Neotropical, estão alguns dos gêneros mais primitivos da subfamília. Os soldados são dotados de mandíbulas desenvolvidas. Gêneros de hábito alimentar variado (inclusive geófagos), com armadura da moela bem desenvolvida, junção do mesêntero com o proctodeo formando um segmento misto peculiar, e válvula entérica fraca a fortemente armada.

Os dois grupos seguintes incluem os gêneros com soldados nasutos.

2º Grupo *Nasutitermes*. Gêneros xilófagos, segadores de pastagens ou comedores de restos vegetais, mas não de solo, com armadura da moela desenvolvida (menos porém do que nos gêneros do grupo *Syntermes*), segmento misto presente, e armadura da válvula entérica fraca, com simetria de ordem 3 ou bilateral.

3º Grupo *Postsubulitermes*. Gêneros que se alimentam de solo, com armadura da moela reduzida ou mesmo incompleta, segmento misto ausente, e armadura da válvula entérica geralmente forte, com simetria de ordem 3 ou bilateral.

Os gêneros estudados por Kovoov, do grupo *Postsubulitermes*, são *Mimeutermes*, *Eutermellus*, *Tarditermes*, *Afrosubulitermes*, *Postsubulitermes* e *Verrucositermes*, todos os nasutos geófagos da região Etiópica. Outras características assinaladas por Kovoov para esses gêneros são: papo volumoso; limite entre o mesêntero e o proctodeo geralmente circular; tubos de Malpighi pouco ou não dilatados na base e enovelados na região de inserção e sobre o primeiro segmento proctodeal; primeiro segmento proctodeal tubular e curto; pança composta por uma bolsa volumosa anterior e uma porção posterior tubular, volumosa e encurvada; cólon longo, volumoso em *Mimeutermes* e tubular nos demais gêneros.

As principais características dos 8 gêneros estudados nesta dissertação são: papo volumoso; armadura da moela relativamente bem esclerotizada em *Angularitermes*, pouco esclerotizada nos outros gêneros, e simplificada em *Agnathotermes*; segmento

misto presente em *Angularitermes* e *Cyranotermes*, e ausente nos demais gêneros; na face oposta à de inserção, os tubos de Malpighi formam um enovelado, situado na porção inicial do primeiro segmento proctodeal em *Atlantitermes*, *Agnathotermes*, *Araujotermes*, *Convexitermes*, *Cyranotermes*, *Coatitermes* e *Subulitermes*, e no terço final do mesêntero (incluindo o prolongamento mesentérico do segmento misto) e lados da região de inserção em *Angularitermes*; primeiro segmento proctodeal tubular; armadura da válvula entérica pouco desenvolvida em *Araujotermes*, *Convexitermes* e *Subulitermes*, e bem desenvolvida nos demais gêneros; pança, o segmento mais volumoso do intestino, composta por uma bolsa volumosa anterior e uma porção volumosa e tubular posterior, as 2 partes separadas por uma constricção; cólon longo, dilatado em *Angularitermes* e *Cyranotermes*, e tubular nos demais gêneros.

O conjunto de características relacionadas acima facilmente permitem reconhecer as características do grupo *Postsubulitermes* nos gêneros *Agnathotermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Convexitermes*, *Coatitermes* e *Subulitermes*. Estes gêneros, entretanto, apresentam algumas pequenas diferenças em relação aos gêneros africanos estudados por Kovoov: limite entre o mesêntero e o proctodeo geralmente em bisel; armadura da válvula entérica sem simetria bilateral, e uma armadura pouco desenvolvida ocorre em 3 gêneros, frequência consideravelmente maior do que a encontrada nos gêneros africanos; tubos de Malpighi geralmente dilatados na base; primeiro segmento proctodeal proporcionalmente mais longo; parte posterior da pança, embora um pouco mais longa em *Coatitermes*, não alcançando o comprimento observado na maioria (talvez na totalidade) dos gêneros africanos, em particular *Tarditermes* e *Mimeutermes*.

Os gêneros *Cyranotermes* e *Angularitermes* serão discutidos mais adiante.

Comparando a anatomia dos componentes do canal alimentar dos gêneros da subfamília *Nasutitermitinae*, Kovoov assinalou (p.229) que não é possível correlacionar a anatomia do tubo digestivo a um certo regime alimentar, exceto pela hipertrofia do proctodeo nos gêneros que se alimentam de solo (grupo *Postsubulitermes* e alguns do grupo *Syntermes*) e pela regressão da armadura da moela nos gêneros do grupo *Postsubulitermes*. Entretanto, é conveniente notar que, nos gêneros do grupo *Syntermes*, o primeiro segmento proctodeal é dilatado e pode ser tão ou mais volumoso do que a pança, enquanto nos gêneros do grupo *Postsubulitermes* o primeiro segmento proctodeal é tubular e

a pança muito desenvolvida. Além disso, considerando-se o grupo *Nasutitermes* (cujos gêneros não se alimentam de solo), o tubo digestivo de *Caetetermes*, que ingere madeira decomposta, quando comparado ao dos gêneros que comem madeira pouco decomposta (por exemplo *Nasutitermes*, Kovoov, 1969; Fontes & Terra, 1981), apresenta algumas características que se assemelham às do tubo digestivo dos gêneros do grupo *Postsubulitermes*, como: armadura da moela reduzida, primeiro segmento proctodeal consideravelmente curto, pança volumosa (embora não seja claramente dividida em 2 partes), e cólon tão ou mais longo do que nos gêneros do grupo *Postsubulitermes*. Dessa maneira, no operário dos *Nasutitermitinae*, o desenvolvimento do proctodeo (pança e cólon nos gêneros nasutos; primeiro segmento proctodeal e pança nos gêneros mandibulados), bem como a redução da armadura da moela nos nasutos, parece representar uma adaptação à ingestão de alimento macio e relativamente decomposto, representado tanto por solo como por madeira em fase mais avançada de decomposição. O formidável desenvolvimento da pança, dividida em 2 partes volumosas, parece ser encontrado apenas nos gêneros nasutos que se alimentam de solo.

Com base no estudo dos gêneros nasutos geófagos neotropicais e discussões acima, o padrão de tubo digestivo encontrado na maioria dos gêneros nasutos geófagos (grupo *Postsubulitermes* de Kovoov) apresenta as características que se seguem: armadura da moela reduzida ou mesmo incompleta; segmento misto ausente; primeiro segmento proctodeal tubular; armadura da válvula entérica geralmente forte, com simetria de ordem 3 ou bilateral; pança composta por uma bolsa volumosa anterior e uma porção volumosa e tubular posterior, as duas partes separadas por uma constrição; cólon longo. Esse padrão de tubo digestivo é apresentado tanto pelos gêneros neotropicais *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*, e etiópicos *Eutermellus*, *Afrosubulitermes* e *Verrucositermes*, que apresentam mandíbulas do alado e do operário com todos os dentes marginais presentes e desenvolvidos, como pelos gêneros etiópicos *Postsubulitermes*, *Mimeutermes* e *Tarditermes*, com mandíbulas com dentição marginal incompleta.

Os gêneros neotropicais *Angularitermes* (mandíbulas do alado e do operário com 2 dentes marginais reduzidos) e *Cyranotermes* (mandíbulas do alado e do operário com dentição marginal incompleta) diferem dos demais gêneros nasutos geófagos pela pre-

sença de um segmento misto muito peculiar em cada gênero. Além disso o cólon dilatado na região mediana é característico de *Cyranotermes*, e a moela de *Angularitermes*, cujas dobras de 1ª ordem apresentam na base espinhos pequenos (presentes também, mas mais desenvolvidos, no gênero etiópico *Postsubulitermes*), é consideravelmente mais esclerotizada do que nos demais gêneros nasutos geófagos.

VIII.2. Enrolamento

Johnson (1979: 34) descreveu diferenças na disposição das partes do tubo digestivo do operário dos gêneros *Eutermellus*, *Mimeutermes* e *Nasutitermes*, da subfamília *Nasutitermitinae*. Os gêneros *Eutermellus* e *Mimeutermes*, cupins comedores de solo, incluem-se no grupo *Postsubulitermes* de Kovoov, e o gênero *Nasutitermes*, cujas espécies se alimentam de madeira morta, no grupo *Nasutitermes*. O enrolamento do tubo digestivo do operário dos gêneros do grupo *Syntermes* é desconhecido, mas deve diferir do dos 2 outros grupos devido ao primeiro segmento proctodeal bastante volumoso.

O enrolamento do intestino de *Eutermellus* apresenta as seguintes características: papo e moela parcialmente ocultos pela parte posterior da pança em vista dorsal; válvula entérica na metade esquerda do abdome e mais ou menos paralela ao eixo longitudinal do corpo; cólon percorrendo uma distância relativamente longa na face interna do arco mesentérico, antes de dobrar para baixo.

O padrão apresentado por *Mimeutermes* difere do de *Eutermellus* pelo primeiro segmento proctodeal e pela parte posterior da pança. Em *Mimeutermes*, o primeiro segmento proctodeal é acentuadamente curto e se estende diretamente para trás aproximadamente a partir do meio da vista ventral do abdome, e a parte posterior da pança é notavelmente longa e enrolada no dorso, de maneira que em vista dorsal oculta quase todo o tubo digestivo (com exceção da parte anterior da pança e porções do mesêntero), e em vista ventral é bastante visível anteriormente.

O padrão apresentado por *Nasutitermes* (descrito por Johnson, l. c., para *N. arborem*, e por Fontes & Terra, 1981, para *N. aquilinus*) difere dos descritos acima especialmente em decorrência do primeiro segmento proctodeal mais longo, pança menos desenvolvida e sem uma divisão volumosa posterior, e cólon curto: papo e moela claramente visíveis em vista dorsal; válvula entérica na metade direita do abdome; cólon percorrendo uma curta distância na face interna do arco mesentérico, antes de dobrar para baixo.

Os gêneros estudados nesta dissertação apresentam o mesmo enrolamento que o gênero *Eutermellus*. As maiores diferenças são as apresentadas por *Angularitermes*: papo e moela completamente ocultos pela parte posterior da pança em vista dorsal, e válvula entérica quase perpendicular ao eixo longitudinal do corpo. Gênero algum apresenta o primeiro segmento proctodeal e a parte posterior da pança desenvolvidos à maneir

ra do gênero africano *Mimeuterms* e, portanto, o tipo de enrolamento apresentado por esse gênero. O enrolamento de *Nasutiterms* é bastante diferente; vale a pena notar que o gênero *Caeteterms* (Fontes, 1981), também do grupo *Nasutiterms* de Kovoov e cujo intestino mostra algumas semelhanças com o dos gêneros estudados nesta dissertação (como discutido no item VIII.1.), apresenta o enrolamento do intestino semelhante ao dos gêneros aqui estudados.

A taxonomia da família Termitidae é baseada principalmente no alado e no soldado, de maneira que a identificação do operário é difícil. A casta operária, entretanto, com frequência é a única disponível quando se realizam estudos sobre ecologia populacional (Johnson, 1979: 31), e não poucas vezes o operário de várias espécies, que habitam o mesmo ninho, inevitavelmente se mistura durante o colecionamento com propósitos taxonômicos. Por esse motivo, com o objetivo de facilitar a identificação, o enrolamento do tubo digestivo do operário vem merecendo a atenção dos autores atuais (Sands, 1972, Apicotermittinae; Johnson, l.c., 1979, Termitidae; Fontes, 1981, *Caeteterms*; Fontes & Terra, 1981, *Nasutiterms*). Nos gêneros nasutos neotropicais que se alimentam de solo, estudados nesta dissertação, o enrolamento do intestino permite o pronto reconhecimento do operário de *Angulariterms* e, quando associado aos aspectos mais evidentes da morfologia de alguns componentes, como a pança, permite identificar ou é um auxiliar precioso para a identificação do operário dos demais gêneros, sem necessidade de dissecação.

VIII.3. Variações no volume, forma e enrolamento dos componentes do tubo digestivo

Os operários de todos os gêneros estudados nesta dissertação apresentaram variações, ora menos ora mais marcadas, na quantidade de alimento encerrada nos vários componentes do intestino. De acordo com a quantidade de alimento que contêm, o aspecto de alguns órgãos, particularmente papo, pança e reto, pode ser um pouco diferente, e a repleção dos diferentes órgãos chegou mesmo a modificar o aspecto *in situ* do tubo digestivo de *Atlantitermes* e *Angularitermes*, especialmente.

As atividades normais de ingestão e digestão devem ser a causa dos diferentes estados de repleção, embora a repleção do reto pareça estar mais relacionada ao fato de os operários dos gêneros que se alimentam de solo freqüentemente defecarem ao serem manuseados e fixados em álcool.

Nem sempre o formato de um órgão pode ser atribuído ao volume de alimentos que ele encerra. às vezes um segmento do tubo digestivo está bem distendido, embora a massa alimentar visível por transparência no seu interior apresente volume menor do que o volume do segmento. Nessas condições foram observados, por exemplo, papos de *Atlantitermes* e a metade anterior da parte ventral de panças de *Araujotermes*. Nesses casos é necessário levar em conta que, ao se estudarem espécimes de coleção, a conformação do órgão resultou de contração ou relaxamento muscular ao se afogar o animal em álcool, por ocasião da coleta.

Vale ainda a pena ressaltar que a junção entre o mesêntero e o primeiro segmento proctodeal não mostrou deformações acentuadas, e o padrão de inserção dos tubos de Malpighi mostrou-se constante nos vários exemplares examinados de cada espécie, com diversos graus de repleção desses 2 segmentos.

IX. DISCUSSÃO FILOGENÉTICA

Estabelecer uma filogenia para os gêneros neotropicais geófagos seria prematuro, em virtude da inexistência de um estudo detalhado sobre a morfologia dos soldados e alados, e da necessidade de se estenderem os estudos realizados nesta dissertação aos demais gêneros neotropicais da subfamília Nasutitermitinae. Esses empreendimentos estão sendo levados a efeito pelo autor, mas seus resultados somente poderão ser apreciados no contexto da futura tese de Doutorado. De qualquer maneira, o estudo das mandíbulas e do tubo digestivo dos gêneros geófagos permite esboçar algumas considerações sobre a sua filogenia.

As idéias modernas sobre a filogenia dos Isoptera foram estabelecidas com base no padrão estrutural das mandíbulas do alado ou do operário, que é constante em cada gênero (Ahmad, 1950: 76; Emerson, 1960a: 2-3; Sen-Sarma, 1968: 19).

Ahmad (*l.c.*: 59-64) dividiu os gêneros da subfamília Nasutitermitinae em 2 grupos, de acordo com a dentição das mandíbulas do alado ou operário:

1º Grupo *Procornitermes*. Ângulo estreito entre os dentes apical e primeiro marginal das 2 mandíbulas, e margem cortante longa e mais ou menos reta entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal da mandíbula esquerda.

2º Grupo *Paracornitermes*. Ângulo mais aberto entre os dentes apical e primeiro marginal das 2 mandíbulas, e margem cortante mais curta e sinuosa entre os dentes primeiro + segundo marginal e terceiro marginal da mandíbula esquerda.

Os 2 grupos teriam se originado de um ancestral com soldado mandibulado (semelhante ao gênero atual *Syntermes*) e incluem tanto gêneros com soldados mandibulados (exclusivos da região Neotropical) como gêneros com soldados nasutos.

Em seu estudo sobre as relações filogenéticas dos gêneros da subfamília Nasutitermitinae, Sen-Sarma (1968) propôs pequenas alterações, mas não mudou substancialmente o conceito dos grupos *Procornitermes* e *Paracornitermes*.

Ao revisar os Nasutitermitinae africanos, Sands (1965: 10) ressaltou que o desenvolvimento das estrias das regiões molares representam adaptações ao regime alimentar (proposição apoiada logo em seguida por Deligne, 1966), e que o grupo *Paracornitermes* parece ter surgido porque se adaptou à ingestão de solo. Dessa maneira, Sands modificou grandemente o conceito dos grupos *Procornitermes* e *Paracornitermes*.

de Ahmad:

1º Grupo *Procornitermes*. Gêneros que aproveitam várias fontes alimentares, exceto solo; regiões molares das mandíbulas sempre com estrias proeminentes, podendo ser planas ou côncavas.

2º Grupo *Paracornitermes*. Gêneros que se alimentam de solo; regiões molares (particularmente da mandíbula direita) lisas ou com estrias muito reduzidas, e com forma côncava devido ao desenvolvimento de margens arredondadas e salientes.

O conhecimento da anatomia do tubo digestivo do operário (Kovoor, 1969) da maioria dos gêneros nasutos etiôpicos revisados por Sands, bem como de vários gêneros mandibulados neotropicais, apoiou o arranjo proposto por Sands para os gêneros da subfamília.

O hábito alimentar e as características das regiões molares das mandíbulas dos gêneros nasutos neotropicais estudados neste trabalho satisfazem plenamente o conceito proposto por Sands para o grupo *Paracornitermes*. Esses gêneros, entretanto, podem ser separados em 3 grupos, de acordo com as características das mandíbulas do alado e do operário, e do tubo digestivo do operário:

1. *Convexitermes*, *Atlantitermes*, *Araujotermes*, *Coatitermes*, *Subulitermes* e *Agnathotermes*. Mandíbulas com regiões molares dotadas de estrias vestigiais (podem ser ausentes na mandíbula direita), e dentes terceiro marginal da mandíbula esquerda e segundo marginal da mandíbula direita desenvolvidos. Tubo digestivo com armadura da moela reduzida ou incompleta, segmento misto ausente, e cólon longo e tubular.

2. *Angularitermes*. Mandíbulas com regiões molares destituídas de estrias, e dentes terceiro marginal da mandíbula esquerda e terceiro marginal da mandíbula direita reduzidos. Tubo digestivo com armadura da moela desenvolvida, segmento misto característico, e cólon longo e dilatado nos 2/3 iniciais.

3. *Cyranotermes*. Mandíbulas com regiões molares destituídas de estrias, dente terceiro marginal da mandíbula esquerda reduzido, e dente segundo marginal da mandíbula direita ausente. Tubo digestivo com armadura da moela reduzida, segmento misto característico, e cólon longo e dilatado no meio.

As afinidades filogenéticas desses grupos poderão ser esclarecidas somente

após o estudo dos 8 gêneros mandibulados neotropicais, que deverá também esclarecer se o grupo *Paracornitermes* é ou não monofilético.

REFERÊNCIAS

- Ahmad, M., 1950. The phylogeny of termite genera based on imago-worker mandibles. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 95: 41-86.
- Ahmad, M., 1968. Termites of Malaysia. I. Nasute genera related to *Subulitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Bull. Dept. Zool. Univ. Punjab. (N.S.)*, nº 3, 34 pp.
- Araujo, R.L., 1977. *Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 92 pp.
- Brian, M.V., 1979. Caste differentiation and division of labor, capítulo 5, pp. 121-222, in Hermann, H.R. (ed.), *Social insects 1*, Academic Press, N. York & London, 437 pp.
- Deligne, J., 1966. Caractères adaptatifs au régime alimentaire dans la mandibule des termites (Insectes Isopteres). *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 263: 1323-1325.
- Emerson, A.E., 1933. A revision of the genera of fossil and recent Termopsinae (Isoptera). *Univ. Calif. Publ. Entom.* 6(6): 165-196.
- Emerson, A.E., 1960a. New genera of termites related to *Subulitermes* from the Oriental, Malagasy, and Australian regions (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Amer. Mus. Novit.*, nº 1986, 28 pp.
- Emerson, A.E., 1960b. New genera on the *Subulitermes* branch of the Nasutitermitinae from the Ethiopian region (Isoptera, Termitidae). *Amer. Mus. Novit.*, nº 1987, 21 pp.
- Fontes, L.R., 1979. *Atlantitermes*, novo gênero de cupim, com duas novas espécies do Brasil (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Rev. bras. Ent.* 23(4): 219-227.
- Fontes, L.R., 1981. *Caetetermes taquarussu*, a new genus and species of Ecuadorian nasute (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Rev. bras. Ent.* (no prelo).
- Fontes, L.R. & Terra, P.S., 1981. A monographic study of *Nasutitermes aquilinus* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *Rev. bras. Ent.* (no prelo).
- Gonçalves, I.S., 1979. Anatomia do tubo digestivo de *Rugitermes niger* Oliveira, 1979 (Isoptera, Kalotermitidae). *Rev. bras. Ent.* 23(4): 229-243.

- Grassé, P.P. & Noirot, C., 1954. *Apicotermes arquieri* (Isoptère): ses constructions, sa biologie. Considérations générales sur la sous-famille des Apicotermitinae nov. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale* 16(11): 345-388.
- Hare, L., 1937. Termite phylogeny as evidenced by soldier mandible development. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 37(3): 459-486.
- Holmgren, N., 1911. Termitenstudien II. Systematik der Termiten. Die Familien Mastotermitidae, Protermitidae und Mesotermitidae. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 46: 1-88.
- Holmgren, N., 1912. Termitenstudien III. Systematik der Termiten. Die Familie Metatermitidae. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 48: 1-166.
- Johnson, R.A., 1979. Configuration of the digestive tube as an aid to identification of worker Termitidae (Isoptera). *Syst. Ent.* (1979) 4: 31-38.
- Kovoor, J., 1969. Anatomie comparée du tube digestif des termites. II. Sous famille des Nasutitermitinae. *Insectes Sociaux*, Paris, 16(3): 195-234.
- Krishna, K., 1961. A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera). *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* 122(4): 303-408.
- Krishna, K., 1968. Phylogeny and generic reclassification of the *Capritermes* complex (Isoptera, Termitidae, Termitinae). *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* 138(5): 261-324.
- Lee, K.E. & Wood, T.G., 1971. *Termites and soils*. Academic Press, N. York & London, 251 pp.
- MacMahan, E.A., 1977. Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, Paris, 24(2): 225-232.
- Mathews, A.G.A., 1977. *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 267 pp.
- Noirot, C., 1955. Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale* 17:399-595.
- Noirot, C., 1969. Formation of castes in the higher termites, capítulo 10, pp. 311-350, in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds.), *Biology of termites*, Academic Press, N. York & London, 598 pp.
- Noirot, C., 1974. Polymorphismus bei höheren Termiten, pp. 740-765, in Schmidt, G.H. (ed.), *Sozialpolymorphismus bei Insekten*, Wiss. Verlagsges., Stuttgart, 974 pp.

- Noirot, C. & Kovoov, J., 1958. Anatomie comparée du tube digestif des termites. I. Sous-famille des Termitinae. *Insectes Sociaux*, Paris, 5: 439-471.
- Noirot, C. & Noirot-Timothee, C., 1969. The digestive system, capítulo 3, pp.49-88, in Krishna, K. & Weesner, F.M. (eds.), *Biology of termites*, Academic Press, N. York & London, 598 pp.
- Sands, W.A., 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian region. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist., Entom., Suppl.* 4, 172 pp.
- Sands, W.A., 1972. The soldierless termites of Africa (Isoptera, Termitidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist., Entom., Suppl.* 18, 244 pp.
- Sands, W.A., 1972a. Problems in attempting to sample tropical subterranean termite populations. *Ekologia Polska* 20(3): 23-31.
- Sands, W.A. & Lamb, R.W., 1975. The systematic position of *Kaudernitermes* gen. n. (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) and its relevance to host relationships of termitophilous staphylinid beetles. *J. Ent. (B)* 44(2): 189-200.
- Sen-Sarma, P.K., 1969. Phylogenetic relationship of the termite genera of the subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). *Oriental Insects*, Delhi, 2(1): 1-34.
- Wood, T.G., 1976. The role of termites (Isoptera) in decomposition processes, pp. 145-168, in Anderson, J.M. & MacFadyen, A. (eds.), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.